







# **Validation des caractéristiques biologiques et fonctionnelles des communautés benthiques associées à des habitats côtiers dans l'Arctique canadien**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie  
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

PAR

© Valérie Cypihot

**Octobre 2018**



**Composition du jury :**

**Gesche Winkler, présidente du jury, UQAR-ISMER**

**Philippe Archambault, directeur de recherche, Université Laval**

**Kimberly L. Howland, codirectrice de recherche, Fisheries and Oceans Canada**

**Mathieu Cusson, examinateur externe, Université du Québec à Chicoutimi**

Dépôt initial le 19 juin 2018

Dépôt final le 18 octobre 2018



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.





*« Personne ne sait comment sont exactement les choses quand on ne les regarde pas »*

**Hubert Reeves**



## REMERCIEMENTS

D'abord, je tiens à remercier mon directeur, **Phil**, tu as su voir mon intérêt et mon potentiel et together with my co-supervisor, **Kim**, you both have trusted me to be in charge of this amazing project and given me the liberty to make mistakes and to grow from this experience. **Kim**, thank you for always asking the right questions to push the science further. Merci aux nombreux collaborateurs du projet : **Chris McKindsey**, **Gesche Winkler**, **Nathalie Simard**, **Anaïs Lacoursière-Roussel**, **Jesi Goldsmit**, merci pour vos commentaires et suggestions qui ont aidé à façonner ce projet. Je n'aurais jamais pu réaliser ce projet sans l'aide de mes assistants de terrain, **Antoine Dispas** et **Noémie Leduc**, merci d'avoir sué en brassant des sédiments. Sans vous, j'y serais encore ! Thank you **LeeAnn Fishback** and employees of the Churchill Northern Study Centre without whom we would have been eaten by polar bears. Thanks also to **Heather Clark** who patiently arranged many aspects of this field work. Merci, **Laure** et **Lisa**, vous avez contribué à rendre mon travail au laboratoire agréable et permis de distinguer la tête du cul ! Merci aux membres du labo benthos : **Cindy** sans qui il n'y aurait peut-être pas de labo benthos, mes collègues de maîtrise (**Peter Schmidmayer**, **Mylène Dufour**, **Gonzalo Bravo**) et les nombreux étudiants qui ont contribué à une ambiance unique. Merci à mes amis de Rimouski, qui m'ont permis de décrocher de la vie d'étudiante. Merci à **Joanie** et **Jean-Michel**, **Claudie**, **Fred** et **Paméla** !! En terminant, j'aimerais remercier ma famille, **Maman** et **Papa**, **Marc**, **Marie-Ève** et **Sebina**, merci de toujours être là pour m'écouter et m'encourager dans mes choix ! Et finalement merci **Francis**, je ne pourrai jamais te remercier assez d'avoir accepté de me suivre dans cette folle aventure que sont les études supérieures. Merci de permettre que l'on fasse notre vie là où nous mènent mes études. Merci de me challenger tout le temps et de me pousser à m'améliorer dans tous les aspects de ma vie.



## AVANT-PROPOS

Mon amour pour les sciences remonte à aussi loin que je me souviens. J'ai depuis fort longtemps cette vive curiosité de comprendre comment fonctionne le monde qui m'entoure. Cette fascination profonde s'est d'ailleurs toujours présentée de façon plus intense pour le monde du vivant. C'est la fragilité et l'équilibre précaire qui soutient la vie qui me touchent particulièrement. Naturellement, les océans, qui sont relativement méconnus et particulièrement vulnérables me sont apparu comme le sujet de recherche qui comblait le plus ma curiosité. Par la suite, ce sont des rencontres avec des passionnés qui ont alimenté ma flamme pour l'écologie marine et plus précisément pour les invertébrés benthiques. D'abord, c'est lors d'une conférence que j'ai fait la rencontre d'un chercheur passionné et de son sujet de recherche qui l'est tout autant. J'ai assisté à une conférence donnée par Philippe Archambault et ce fut une véritable révélation pour moi, je savais désormais ce que je voulais faire dans la vie. Je me suis par la suite assurée de prendre toutes les décisions qui me mèneraient vers ce but. J'ai également croisé le chemin de chercheurs qui m'ont confirmé que c'était la voie que je désirais suivre. C'est le cas des professeurs du Bamfield Marine Science Centre ainsi que de Pierre Brunel dont la passion était contagieuse.

Ce projet de maîtrise s'inscrit donc de façon très naturelle dans mon cheminement en recherche. J'ai pu développer des compétences qui me serviront pour le restant de ma carrière. En commençant par les cours théoriques et pratiques complets qui sont donnés par l'ISMER. Par la suite, j'ai eu la chance de pouvoir concevoir en partenariat avec mes directeurs et leurs collaborateurs, un projet de recherche unique et ambitieux. J'ai pu y développer mon autonomie, notamment lors du travail sur le terrain qui ne fut pas de tout repos. Je n'aurais toutefois jamais réalisé ce projet sans être conseillée et épaulée par une panoplie de gens merveilleux et enthousiaste.

Ce projet n'aurait jamais vu le jour sans le soutien financier du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, de Pêches et Océans Canada, de Savoir Polaire

Canada, du réseau de centre d'excellence du Canada ArcticNet, de Québec Océan et de l'UQAR-ISMER.

Dans les 3 dernières années, ce projet a été présenté dans plusieurs congrès qui m'ont permis d'échanger et de partager mes résultats avec la communauté scientifique.

## **Article**

Cypihot, V., P. Archambault, K. L. Howland. (En rédaction). Validation of the biological and functional characteristics of benthic communities in association with coastal habitats in the Canadian Arctic

## **Affiches et présentations orales**

Cypihot, V., P. Archambault, K. L. Howland. (2016). Les habitats côtiers sont-ils tous aussi importants ? Assemblée générale annuelle de Québec-Océan. Rimouski, Canada, 8 - 9/11/2016. (Affiche)

Cypihot, V., P. Archambault, K. L. Howland. (2016). Are all coastal habitat as important? ArcticNet Annual Scientific Meeting. Winnipeg, Canada, 5 - 9/12/2016. (Affiche)

Cypihot, V., P. Archambault, K. L. Howland. (2017). Biological characterization of coastal benthic communities in Churchill, Manitoba. Benthic Ecology Meeting, Myrtle Beach, USA, 12-16/05/2017. (Présentation orale)

Cypihot, V. P. Archambault, K. L. Howland. (2017). A quest for the most functionally diverse coastal habitat of Subarctic Canada. Arctic Change, Québec, Canada, 11-15/12/2017. (Présentation orale)

Cypihot, V., P. Archambault, K. L. Howland. (2018). Les habitats côtiers de l'Arctique canadien : une caractérisation biologique et fonctionnelle. Colloque du département de biologie de l'Université Laval, Québec, Canada, 21-22/03/2018. (Présentation orale).

Cypihot, V., P. Archambault, K. L. Howland. (2018). Evaluating the structure and functions of benthic coastal habitats in Churchill, Manitoba. World Conference on Marine Biodiversity, Montréal, Canada, 13-16/05/2018. (Présentation orale).

## RÉSUMÉ

Les habitats côtiers fournissent des conditions uniques qui permettent à une diversité d'espèces spécifiques de s'y établir. Toutefois, dans l'Arctique canadien, cet habitat devra faire face à un nombre grandissant d'impacts dans le futur, tels que des déversements de pétrole et des espèces envahissantes. Dans ce contexte, des méthodes d'échantillonnage efficaces et peu coûteuses sont requises afin d'obtenir des données de références sur les espèces arctiques et les environnements côtiers dans les endroits éloignés. Le projet Emergency Spatial Pre-SCAT (shoreline cleanup assessment technique) for Arctic Coastal Ecosystems (eSPACE) a permis le développement d'une classification des habitats à l'aide de vidéographie qui utilise des paramètres tels que le substrat et la géomorphologie. Afin de vérifier la relation entre cette classification des habitats et la composition biologique, l'objectif de cette étude était de caractériser les communautés benthiques côtières et les habitats qui y sont associés dans la région de Churchill, Manitoba. Les sous-objectifs étaient de (1) valider la classification vidéographique des habitats de Wynja et al. (2015) à l'aide de données biologiques en vérifiant que la classification des habitats de Wynja et al. (2015) peut expliquer les caractéristiques des communautés benthiques et (2) d'évaluer la composition fonctionnelle et de la diversité fonctionnelle des habitats à l'aide d'indices de diversité fonctionnelle. Pour se faire, les communautés benthiques ont été échantillonnées dans six habitats différents (Roche-mère, Blocs, Jetée de blocs, Mixed tidal, Sédiments mixtes et Sable). Dans chaque habitat, 4 segments de 100 m, sélectionnés aléatoirement, ont été échantillonnés à marée basse dans la zone intertidale. Les résultats montrent que les habitats classifiés se distinguent par leur composition biologique et fonctionnelle. De plus, la diversité fonctionnelle varie selon les classes d'habitat, ce qui permet d'obtenir de l'information sur les différences dans le fonctionnement de l'écosystème des habitats échantillonnés. Les résultats de cette étude permettront d'utiliser les habitats côtiers comme indicateurs de la composition biologique et fonctionnelle en Arctique, facilitant ainsi la prise de décision et de mieux cibler la conservation d'espèces rares ou de traits fonctionnels uniques.

Mots clés : Habitats côtiers, Communautés benthiques, Arctique, Classification d'habitats, Traits fonctionnels, Diversité fonctionnelle, Structure des communautés





## ABSTRACT

Coastal habitats provide unique conditions as it is the location of strong land and ocean interactions which allow a specific diversity of species to establish. However, in the Canadian Arctic, this unique habitat may experience a growing number of impacts such as oil spills and aquatic invasive species. In this context, effective, low-cost sampling methods are required to obtain baseline data on Arctic species and coastal environments in remote areas. The Emergency Spatial Pre-SCAT (shoreline cleanup assessment technique) for Arctic Coastal Ecosystems (eSPACE) project developed a classification of habitats by videography using parameters such as substrate and geomorphology. In order to verify the relationships between this habitat classification and the biological composition, the objective of this study was to characterize coastal benthic communities and associated habitats in Churchill, Manitoba. Specific objectives were to (1) to ground truth Wynja et al. (2015) videographic classification of habitat with biological data by verifying if the videographic habitat classification used by Wynja et al. (2015) explained benthic community characteristics and to (2) evaluate the functional composition and the functional diversity of sampled habitats through functional traits diversity metrics. Benthic communities were collected in six different habitats (Boulder, Bedrock, Boulder-strewn tidal flat, mixed sediment, mixed tidal flat and Sand). In each habitat, 4 different 100 m segments, selected randomly, were sampled at low tide in the intertidal zone. Results show differences in classified habitats based on their biological and functional composition. Also, functional diversity varies according to different habitat classes, which provides information on the differences in ecosystem functioning of the sampled habitats. Results of this study will allow the use of coastal habitats as indicators of biological and functional composition in the Arctic. This will help in decision-making and could support easier targeting of conservation of rare species or unique functional traits.

*Keywords:* Coastal habitats, Benthic communities, Arctic, Habitat classification, Functional traits, Functional diversity, Community structure



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ix
AVANT-PROPOS .....	xi
RÉSUMÉ .....	xiii
ABSTRACT.....	xv
TABLE DES MATIÈRES .....	xvii
LISTE DES TABLEAUX .....	xix
LISTE DES FIGURES .....	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	1
LES HABITATS COTIERS.....	1
FACTEURS DE RISQUES EN ARCTIQUE .....	1
LES HABITATS COMME INDICATEURS .....	2
LES TRAITs FONCTIONNELS .....	4
LE PROJET eSPACE .....	5
LA RÉGION DE CHURCHILL .....	6
OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES.....	7
VALIDATION DES CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ET FONCTIONNELLE DES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES ASSOCIÉES À DES HABITATS CÔTIERS DANS L'ARCTIQUE CANADIEN .....	9
2.1 PREAMBULE .....	9
2.2 VALIDATION OF THE BIOLOGICAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF BENTHIC COMMUNITIES IN ASSOCIATION WITH COASTAL HABITATS IN THE CANADIAN ARCTIC .....	10
2.3 INTRODUCTION .....	10
2.4 METHODOLOGY .....	14

2.5	RESULTS .....	20
2.6	DISCUSSION .....	40
2.7	CONCLUSION .....	45
CONCLUSION GÉNÉRALE .....		47
ANNEXE I .....		55
ANNEXE II .....		56
ANNEXE III .....		72
ANNEXE IV .....		73
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....		74

## LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Description of habitats according to Environment Canada shorelines types .....	16
Table 2. Functional traits and their modalities .....	19
Table 3. Nested PER-ANOVA results testing for the effect of Habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn tidal flat, mixed sediment, mixed tidal flat, sand) and Segment nested in Habitat factor (random with 4 segments per habitat) on mean invertebrate community characteristics: richness (S), density (N), biomass, Shannon-Wiener diversity (H'), Pielou's evenness (J') and taxonomic distinctness ( $\Delta^*$ ). To meet assumptions, PER-ANOVAs were permuted (9999). Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in <b>bold</b> .....	23
Table 4. Nested PERMANOVA results and pairwise tests testing for the effect of Habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn tidal flat, mixed sediment, mixed tidal flat, sand; n=60) and Segment nested in Habitat factor (random with 4 segments per habitat) on invertebrate community composition ( $\sqrt{\text{density}}$ , $\sqrt{\text{biomass}}$ and presence or absence). Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in <b>bold</b> .....	26
Table 5. Top 3 taxa contributing most to dissimilarity between each pair of Habitat classes based on presence-absence data.....	28
Tableau 6. Nested PERMANOVA results and pairwise tests testing for the effect of Habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn, mixed sediment, mixed tidal flat, sand; n=60) and Segment nested in Habitat factor (random with 4 segments per habitat) on community functional traits composition ( $\sqrt{\text{density}}$ , $\sqrt{\text{biomass}}$ and presence or absence). Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in <b>bold</b> .....	35
Table 7. Top 3 traits contributing most to dissimilarity between each pair of Habitat classes based on presence-absence data.....	377
Table 8. Nested PER-ANOVA results testing for the effect of Habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn, mixed sediment, mixed tidal flat, sand; n=60) and Segment nested in Habitat factor (random with 4 segments per habitat) on mean species and functional diversity metrics: functional richness and functional	

dispersion. To meet assumptions, PER-ANOVAs were permuted (9999).  
Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in **bold**. ..... 38

## LISTE DES FIGURES

Figure 1. Modélisation démontrant l'augmentation du transport maritime en Arctique selon deux scénarios climatiques (RCP 2.6; 8.5) et pour deux périodes (2015-2030 et 2075-2090). Les lignes bleues représentent le transport en eau libre (OW) tandis que les lignes roses représentent le transport effectué par des transporteurs polaires de classe 6 (PC6); la largeur de la ligne indique le nombre de transits utilisant une même route. Les pourcentages indiquent le potentiel transarctique pour les deux classes de transport. Modifié de Melia et al. (2016). .....3

Figure 2. Mean ( $\pm$  SE) invertebrates community characteristics for the six habitat classes (n=60). (a) density (ind. m<sup>-2</sup>); (b) biomass (g m<sup>-2</sup>); (c) richness (no. of taxa quadrat<sup>-1</sup>); (d) Shannon-Wiener's diversity index (H'); (e) Pielou's evenness index (J'); (f) taxonomic distinctness ( $\Delta^*$ ). Different letters (a-c) above bars indicate significant differences (p <0.05) based on pairwise comparisons (see Table 2). .....24

Figure 3. Mean ( $\pm$  SE) algal community characteristics for the six habitat classes (n=60). (a) biomass (gm<sup>-2</sup>); (b) Shannon-Wiener's diversity index (H'); (c) richness (no. of taxa quadrat<sup>-1</sup>); (d) Pielou's evenness index (J'). Different letters (a-c) above bars indicate significant differences (p <0.05) based on pairwise comparisons.....25

Figure 4. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination on centroids of community composition from six habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn tidal flat, mixed sediment, mixed tidal flat and sand; n=60). Based on Sorenson similarity on presence or absence data. Circles were hand drawn to improve visualization.....27

Figure 5. Average composition of algal biomass for each Habitat classes (Bedrock, Boulder, Boulder-strewn tidal flat, Mixed sediment, Mixed tidal flat and Sand). .....29

Figure 6. Mean ( $\pm$  SE) density (ind. m<sup>-2</sup>) for each segment of the six habitat classes (Bedrock, Boulder, Boulder-strewn, Mixed sediment, Mixed tidal flat; n=15). Different letters (a-c) above bars indicate significant differences (p<0.05) based on pairwise comparisons.....31

Figure 7. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination on centroids of community composition in relation to salinity (marine-Hudson Bay (high salinity) vs. estuarine-Churchill River (low salinity)) based on Gower (S19) on density data. .... 322

Figure 8. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination on centroids of functional traits composition of six habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn tidal flat, mixed sediment, mixed tidal flat and sand). Based on Sorensen similarity on presence or absence data..... 366

Figure 9. Mean ( $\pm$  SE) functional diversity metrics for the six habitat classes (n=60) on biomass data. (a) Functional richness; (b) functional dispersion. Different letters (a-b) above bars indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) based on pairwise comparisons (see Table 7)..... 39



## **INTRODUCTION GÉNÉRALE**

### **LES HABITATS COTIERS**

Les habitats côtiers fournissent des conditions uniques permettant à une diversité d'espèces de s'établir et ils sont une ressource essentielle au niveau économique, social et culturel (Rickets et Hildebrand, 2011). C'est un emplacement d'intenses interactions terre-océan influençant autant les processus marins que terrestres (Knox, 2000; Ray et McCormick-Ray, 2004; Roff et Zacharias, 2011). La zone intertidale est une zone de transition entre ces environnements, définie par la zone affectée par les marées (Knox, 2000). Les effets de la forte relation entre le règne terrestre et le règne marin ont été démontrés dans plusieurs études (Polis et *al.*, 1997; Granek et *al.*, 2009; Rabalais et *al.*, 2009; Ruttenberg et Granek, 2011). L'Arctique canadien changeant rapidement, les environnements côtiers devront faire face à un nombre grandissant d'impacts attribuables à l'évolution des changements climatiques (IPCC, 2014). La montée du niveau de la mer redessine la côte par des inondations, de l'érosion, l'intrusion d'eau et la formation de lagunes côtières salines (Shaw et al., 1998; Proshutinsky et al., 2001; FitzGerald et al., 2008; Nicholls et Cazenave, 2010).

### **FACTEURS DE RISQUES EN ARCTIQUE**

Partout sur terre, une augmentation de la concentration de CO<sub>2</sub> dans l'air provoque d'importants changements dans le climat. En Arctique, on observe une diminution importante du couvert de glace depuis plusieurs décennies (Parkinson et DiGirolamo, 2016). Les modèles prédisent que l'océan Arctique pourrait être libre de glace en été d'ici 2030 (Jahn et al., 2016). Les changements climatiques combinés à la diminution de l'étendue de la glace et à l'augmentation de la durée de la saison libre de glace pourraient causer une augmentation des activités anthropiques et du développement côtier en Arctique. Ce développement sera favorisé par l'ouverture de nouvelles routes pour le transport maritime,

en raison de l'augmentation de la durée de la saison navigable et d'un accès plus facile aux eaux de l'Arctique, ce qui provoquera en une augmentation du transport maritime (Smith et Stephenson, 2013; Gavrilchuk et Lesage, 2014; Melia et al., 2016; Figure 1). En effet, on remarque déjà que les activités de transport maritime ont doublées en Arctique dans la dernière décennie (Lasserre et al. 2017). De tels changements devraient, selon les prédictions, augmenter la pression des propagules et favoriser l'établissement et la survie des espèces aquatiques exotiques transportées à partir de régions plus tempérées (Niimi, 2004; Arctic Council, 2009; Lockwood et al., 2016; Ware et al., 2016). De plus, la combinaison d'une augmentation du transport maritime et du développement pourrait augmenter les risques de déversements de pétrole dans l'Arctique, notamment selon des exports prévus de plus de 40 millions de tonnes de pétrole par année d'ici 2020 (Borgerson, 2008; Arctic Council, 2009; Khan et al., 2014; Marchenko et al., 2015).

#### **LES HABITATS COMME INDICATEURS**

Afin de gérer efficacement les écosystèmes côtiers, il est essentiel d'être en mesure de prioriser certains écosystèmes (ex. lors d'un déversement de pétrole). Ceci nécessite une bonne connaissance des écosystèmes et plus précisément, des séries de données temporelles et spatiales. En Arctique canadien, relativement peu d'études ont été réalisées sur les environnements côtiers afin d'obtenir ces données de bases nécessaires à la gestion des écosystèmes en cas d'incidents. Ces données sont parfois difficiles à acquérir en raison du coût élevé de l'échantillonnage, associé au caractère éloigné des régions de l'Arctique canadien. Dans ce contexte, des méthodes d'échantillonnage efficace et peu coûteuse sont requises afin d'accélérer l'obtention de ces données de base.

Afin de faciliter la gestion des écosystèmes, un nombre grandissant d'études utilisent les habitats comme prédicteur des caractéristiques des communautés biologiques. Les habitats sont d'ailleurs utilisés comme unité en écologie depuis plusieurs années (ex. Noss et al., 1987; Dalleau et al., 2010; Brown et al., 2011) puisqu'ils sont le reflet des patrons dans les écosystèmes et qu'ils expriment les stratégies et les interactions des populations

(Southwood, 1977). Les études utilisant les habitats comme indicateurs dans les environnements marins sont variées et considèrent différentes caractéristiques des communautés telles que la composition de la communauté, la diversité, la composition et la diversité fonctionnelles (ex. Törnroos et *al.*, 2013; Caldow, 2015; Coleman et al., 2015). Aussi appelée la cartographie de l'habitat marin (*Marine habitat mapping* ou MHM), l'exploration des liens entre les organismes benthiques et la cartographie marine permet de mieux définir les priorités de conservation et de gestion (Cogan et al., 2009). Ces études sont réalisées autant sur les plates-formes océaniques (ex. Rattray et al., 2009; Buhl-Mortensen et al., 2015), dans les zones côtières (ex. Brown et Collier, 2008); ou dans les zones intertidales/littorales (ex. Banks et Skilleter, 2002; 2007; Lauer et Aswani, 2008; Chust et al., 2008). Plus précisément, la création de cartographie des habitats benthiques permet de mieux comprendre la distribution des ressources afin de répondre aux pressions anthropiques (création de réserves marines, aquaculture, exploitation des ressources pétrolières).

De plus, l'utilisation d'invertébrés benthiques reliée à la cartographie des habitats marins est intuitive en raison des caractéristiques de ces organismes. En effet, les invertébrés benthiques vivant soit à la surface des sédiments (épifaune) ou dans les sédiments (endofaune) sont des organismes qui à large échelle s'établissent généralement en association à des facteurs environnementaux qui constituent la définition même des habitats. Soit la température, la salinité, la profondeur, la disponibilité des ressources ainsi que le substrat (Levin et al., 2001; Macpherson, 2002; Lercari et Defeo, 2006).

## **LES TRAITS FONCTIONNELS**

L'évaluation fonctionnelle des communautés à travers une analyse des traits fonctionnels est utilisée dans un nombre croissant d'études dans le but d'approfondir notre compréhension des écosystèmes et de leur réponse aux changements (ex. Airoidi et al., 2008;

Gamfeldt et al., 2015; Coleman et al., 2015). Cette technique permet d'évaluer de nombreux taxons ou perturbations et pourraient permettre une détection de signaux de modification des fonctions dans l'écosystème avant la détection du changement chez les espèces (Mouillot et al., 2013). Les traits fonctionnels sont ainsi un indicateur écologique pouvant être utilisé dans les environnements marins. Toutefois, davantage de recherche est nécessaire afin de mieux comprendre les communautés fonctionnelles et l'application des analyses de traits fonctionnels (Beauchard et al., 2017). Les fonctions et processus associés aux différents traits peuvent être classés en deux catégories : (1) les traits réponse qui expliquent les patrons d'occupation de l'habitat. Pouvant, par exemple, expliquer la présence de certains organismes dans un habitat donné. La croissance, la survie, la reproduction et la mobilité sont des tous des traits réponse et, (2) les traits d'effet qui expliquent l'effet de l'activité d'une espèce sur son habitat. Les services écosystémiques et les ingénieurs des écosystèmes sont définis par des traits tels que la création d'habitats (ex. mélange des sédiments/bioturbation) et l'approvisionnement en nourriture (Beauchard et al., 2017). Il existe peu d'études sur la composition en traits fonctionnels d'espèces vivant dans la zone intertidale en Arctique. Krumhansl et al. (2016) ont utilisé les traits fonctionnels afin d'évaluer l'impact anthropique sur les écosystèmes benthiques en Arctique. Ils ont observé une réduction du fonctionnement écologique dans les environnements côtiers et des modifications similaires à celles observées dans les environnements non arctique alors que les communautés benthiques côtières de l'Arctique et leur réponse aux activités anthropiques sont moins connues. Notre étude vise à poursuivre l'acquisition de données de base sur les traits fonctionnels répertoriés dans les habitats de l'Arctique canadien.

## LE PROJET ESPACE

Afin d'utiliser les habitats comme indicateurs des communautés, une classification des habitats est nécessaire. Dans l'Arctique canadien, les habitats côtiers ont été classifiés par vidéographie dans le cadre du projet eSPACE (*Emergency Spatial Pre-SCAT (shoreline cleanup assessment technique) for Arctic Coastal Ecosystems*). Cette classification des habitats côtiers a été réalisée par l'identification visuelle d'images géolocalisées enregistrées

à partir d'un hélicoptère et a permis l'identification de 25 habitats littoraux distincts (ex. plage de sable, roche-mère, blocs). De l'information sur le substrat, la végétation et la géomorphologie côtière a été utilisée afin de bonifier les connaissances des côtes en Arctique en cas de déversement de pétrole et en prévision d'une augmentation du développement économique en Arctique (Wynja et al., 2015). Ce projet d'Environnement Canada visait notamment à acquérir de l'information afin d'être en mesure de prioriser des zones à nettoyer en se basant sur la susceptibilité à long terme en plus de la présence d'espèces ou d'habitats importants. La classification développée par Wynja et al. (2015) pourrait également être utilisée dans un contexte différent, par exemple, pour la planification d'utilisation locale des côtes, la localisation d'espèces rares ou envahissantes, lors d'études sur l'érosion ou simplement dans le but d'obtenir des données de bases sur les côtes en Arctique. Dans le cadre de leur étude, bien qu'il y ait un volet où sont définis les habitats sensibles, aucun de ces habitats n'a été validé sur la base de la communauté biologique, ce qui n'était pas leur objectif. En effet, des paramètres utiles à la classification des habitats tels que la géomorphologie et le substrat ne fournissent aucune information sur la biologie des habitats.

## **LA RÉGION DE CHURCHILL**

La région choisie dans le cadre de cette étude est la région de Churchill au Manitoba. C'est une région dont les côtes ont été classifiées par le projet eSPACE et où une grande variété de classes d'habitats sont représentées (voir Annexe I). Le port de Churchill était le port le plus actif de l'Arctique canadien (Chan et al., 2012), avant sa fermeture en 2016. La région de Churchill est plus chaude que plusieurs autres régions de l'Arctique, ce qui augmente les risques d'introduction d'espèces aquatiques exotiques (Goldsmit et al., 2014). Au moment où notre étude fut initiée, avant la fermeture du port, Churchill était considéré comme une potentielle porte de sortie pour les exportations de pétrole par bateau (Trynacity, 2017). De plus, du propane était envoyé par bateau vers Churchill suite à la fermeture récente de la voie ferrée menant à Churchill (Martin, 2017), ce qui augmente les risques de

déversements de pétrole ou de propane. Ces inquiétudes pourraient être d'autant plus d'actualité si le statut du port venait à changer.

### **OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES**

Dans ce contexte, le but de ce projet était de caractériser les communautés benthiques côtières et les habitats qui y sont associés dans la région de Churchill au Manitoba. Les objectifs spécifiques étaient :

(1) de valider la classification vidéographique des habitats de Wynja et al. (2015) avec des données biologiques en;

(a) vérifiant que la classification des habitats développée par Wynja et al. (2015) peut expliquer les caractéristiques des communautés benthiques telles que la composition en espèces, la biomasse, la diversité et pourrait ainsi être utilisée en tant que prédicteur biologique et,

(b) validant visuellement que la classification basée sur la vidéographie est représentative des données terrain.

(2) d'évaluer la composition fonctionnelle et la diversité fonctionnelle des habitats échantillonnés à l'aide d'indices de diversité.

Les hypothèses étaient que :

(1) les classes d'habitats déterminées par le projet eSPACE peuvent être utilisées afin de prédire les caractéristiques des communautés benthiques, ce qui se reflètera par une faible variabilité pour un même habitat (ex. entre différents segments d'un habitat) et par une variabilité plus élevée entre les différentes classes d'habitat. Plus précisément, les caractéristiques biologiques des communautés seront similaires pour un même habitat et devraient varier entre les classes d'habitat et,

(2) de façon similaire, les classes d'habitat pourront être utilisées afin de prédire la composition fonctionnelle, ce qui permettra d'utiliser la diversité fonctionnelle comme indicateur du fonctionnement de l'écosystème et donc de mieux définir les classes d'habitat.

Dans un contexte d'un Arctique canadien en rapide évolution où les besoins en gestion des habitats côtiers pourraient augmenter en lien avec le développement lié à l'augmentation du transport maritime et du développement minier causé par les changements climatiques. L'établissement d'un lien entre la classification des habitats et les caractéristiques biologiques et fonctionnelles des communautés permettrait de faciliter la caractérisation des zones intertidales difficiles d'accès et d'obtenir une meilleure définition des habitats.

Il existe un nombre limité d'études s'intéressant aux communautés benthiques dans la zone intertidale dans l'Arctique et aucune des études répertoriées ne visait à identifier le lien entre les communautés benthiques côtières et leur habitat. L'étude présentée dans ce mémoire présente une avancée importante sur nos connaissances des communautés associées aux habitats intertidaux dans la région de Churchill visant à améliorer la compréhension des communautés intertidales en Arctique afin de les gérer plus efficacement.



# **VALIDATION DES CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES ET FONCTIONNELLES DES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES ASSOCIÉES À DES HABITATS CÔTIERS DANS L'ARCTIQUE CANADIEN**

## **2.1 PREAMBULE**

Cet article, intitulé « Validation of the biological and functional characteristics of benthic communities in association with coastal habitats in the Canadian Arctic », a été rédigé par moi-même ainsi qu'en collaboration avec mon directeur Philippe Archambault (Université Laval) et ma codirectrice Kimberly Howland (ministère des Pêches et des Océans). Nous avons tous les trois participé à définir les objectifs de ce projet. En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail a été la participation à la planification logistique et à l'échantillonnage ainsi que la réalisation de l'ensemble des analyses et de la rédaction de cet article. Philippe Archambault et Kimberly Howland m'ont guidé dans la réalisation de toutes ces tâches. De plus, la planification logistique n'aurait pas été la même sans la contribution de Chris McKindsey (ministère des Pêches et de Océans) qui a fait la liaison avec Environnement Canada pour l'acquisition des données sur les habitats côtiers et qui a contribué à la méthode d'échantillonnage. De plus, j'aimerais souligner la contribution de Gesche Winkler dans la révision du devis de recherche ainsi que l'apport de nos collaborateurs d'Environnement Canada qui ont fourni les données sur les habitats côtiers sans lesquelles ce projet n'aurait jamais vu le jour.

## **2.2 VALIDATION OF THE BIOLOGICAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF BENTHIC COMMUNITIES IN ASSOCIATION WITH COASTAL HABITATS IN THE CANADIAN ARCTIC**

### **2.3 INTRODUCTION**

Coastal habitats provide unique conditions which allow a diversity of species to establish and they are an essential economic, social and cultural resource (Ricketts and Hildebrand, 2011). It is a location of intense land and ocean interactions where both marine and terrestrial processes have strong influence (Knox, 2000; Ray and McCormick-Ray, 2004; Roff and Zacharias, 2011). The intertidal zone is the transition zone between these environments and is defined as the zone affected by tides (Knox, 2000). Effects of the strong relationship between terrestrial and marine realms have been shown in many studies (Polis *et al.*, 1997; Granek *et al.*, 2009; Rabalais *et al.*, 2009; Ruttenberg and Granek, 2011). In a rapidly changing Canadian Arctic, coastal environments are expected to undergo a growing number of impacts due to climate change evolution (IPCC, 2014). Sea-level rise is already redesigning coastlines through flooding of low lands, erosion, saltmarsh intrusion and formation of new beaches and saline coastal lagoons (Shaw *et al.*, 1998; Proshutinsky *et al.*, 2001; FitzGerald *et al.*, 2008; Nicholls and Cazenave, 2010). Climate change together with the decrease in ice extent and duration is also expected to result in an increase in human activities and coastal development in the Arctic. Development permitted by the opening of new shipping routes and easier access to Arctic's waters is expected to result in an increase in project and shipping activities (Smith and Stephenson, 2013; Gavrilchuk and Lesage, 2014). Indeed, shipping activity in the Canadian Arctic has already doubled in the past decade (Lasserre *et al.* 2017). Such changes are predicted to increase propagule pressure and favour establishment and survival of aquatic invasive species transported from more temperate regions (Niimi, 2004; Arctic Council, 2009; Lockwood *et al.*, 2016; Ware *et al.*, 2016). The combined increase in shipping and development is also expected to increase risks of oil spills in the Arctic, with a predicted export of up to 40 million tons of oil and gas per year by 2020 (Borgerson, 2008; Arctic Council, 2009; Khan *et al.*, 2014; Marchenko *et al.*, 2015).

In this context, effective, low-cost sampling methods are required to obtain baseline data on Arctic species and coastal environments that are difficult to collect in this type of environment. The Emergency Spatial Pre-SCAT (shoreline cleanup assessment technique) for Arctic Coastal Ecosystems (eSPACE) project has developed a classification of habitats identified by videography. Visually recorded information on substrates, vegetation and coast morphology were used to classify habitats in order to increase knowledge of the Arctic coasts in case of an oil spill and in support of future economic development in the Arctic (Wynja et al., 2015). Environment Canada pre-SCAT assessment was initiated to allow prioritization of areas for cleanup based on “susceptibility to long-term damage, as well as significant wildlife or important habitats present”. The classified habitats used by Wynja et al. (2015) could also serve other purposes such as local shoreline planning, identification of suitable habitat types for rare or invasive species, erosion studies and generating baseline information on Arctic coasts. While they did include preselected sensitive ecosystems in their classification, none of those were validated for biological communities, as it was not their objective. Indeed, the parameters used such as geology, geomorphology and vegetation are useful in classifying habitats, however, this type of data is broad and does not provide direct information on the biology of various habitats. Churchill in Manitoba is one of the regions where the habitats were classified by the eSPACE. Prior to the closure of its port, at the time this study was initiated, Churchill was under consideration as a gateway for bulk shipping of oil (Trynacity, 2017) and propane supplies are currently being shipped to Churchill after the recent shut down of the rail line (Martin, 2017), thus hydrocarbon spills were also a potential risk. Should the future status of the port change, this could be a renewed concern.

In the management of coastal ecosystems, the ability to prioritize is essential considering the extent of habitat that could be affected by oil spills and the reality of limited resources available to face this type of incident. It is thus important to assess zones which are more at risks of losing rare ecosystem functions and habitat types. Multiple studies have applied different methods to facilitate management. One of these methods is the use of indicators such as habitats. In a growing number of studies, habitats are used as predictors for biological community characteristics. Habitats been used as a unit in ecology for many

years (ex. Noss et al., 1987; Dalleau et al., 2010; Brown et al., 2011). They are the reflection of patterns in ecosystems, such as the expression of population strategies and their interactions (Southwood, 1977). Studies using habitats as predictors in the marine environment are varied and different characteristics of the communities have been considered, namely, community composition, diversity, functional composition and functional diversity (Törnroos et al., 2013; Caldow, 2015; Coleman et al., 2015).

Besides, functional assessment of communities, functional trait analysis has been used in a growing number of studies to deepen our understanding of ecosystems and their responses to change (ex. Airoidi et al., 2008; Gamfeldt et al., 2015; Coleman et al., 2015). This is a rapid method to evaluate a wide suite of taxa and disturbances and could provide early signals of the loss of functions before species loss happens (Mouillot et al., 2013) thus serving as an ecological indicator in management of marine environments. However, more research is needed in the understanding of functional communities and the applicability of functional trait analysis (Beauchard et al., 2017). Associated functions and processes can be classified in two main categories: (1) response traits are those associated with habitat occupancy patterns (e.g., growth, survival, reproduction, mobility) and (2) effect traits are those that can explain the effect of species' activity on their habitat. Those species can provide ecosystem services and can be ecosystem engineers and they are associated with traits such as habitat creation (e.g. sediment mixing/bioturbation) and food provision (Beauchard et al., 2017). Intertidal studies on species functional traits composition on Arctic coastal ecosystems are scarce. Although Krumhansl et al. (2016) used species traits to assess human impacts on benthic ecosystems in the Arctic. They found reduced ecological functioning at near-shore sites and shifts in traits which are associated with loss in ecosystem functions. Those shifts were similar to those described in non-Arctic environments even though we know less about near-shore benthic communities of the Arctic and their response to human activities. Our study will thus provide an interesting baseline on functional traits found in different Arctic habitats.

In this context, the goal of this project was to characterize coastal benthic communities and associated habitats in Churchill, Manitoba. The specific objectives were:

(1) to ground truth Wynja et al. (2015) videographic classification of habitat with biological data by

(a) verifying if the videographic habitat classification used by Wynja et al. (2015) explained benthic community characteristics such as species composition, biomass, diversity and thus could serve as biological indicator,

(b) visually validating if the classification based on videography was representative of the biological and geomorphological ground data.

(2) to evaluate the functional composition and the functional diversity of sampled habitats through diversity metrics.

Hypotheses were that:

(1) the habitat classes assigned by the eSPACE project can be used to predict benthic community characteristics, reflected through low within habitat variability (i.e., between segments within habitats) and high among habitat classes variability. More precisely, characteristics of the biological community will be similar within a given habitat class and should vary among habitat classes and,

(2) similarly, the habitat classes will allow to predict functional composition thus permitting the use of functional diversity as an indicator of ecosystem functioning and in a more complete definition of habitat classes.

Showing the link between different habitat classes and the community's biological and functional characteristics will allow for a quick assessment of habitats. This could be applied to management of a rapidly changing Canadian Arctic, for example, in case of an oil spill where a rapid cleanup decision needs to be made based on the available information.

## 2.4 METHODOLOGY

### *Study site*

The study was conducted in Churchill, Manitoba in the summer 2016. Macroinvertebrates and algae were collected in order to get more complete information on different Arctic coastal habitats and to verify the relationships between habitat classification and biological composition. Churchill was chosen since its coastlines had been classified by the eSPACE project and a wide variety of habitat classes were represented (see Annex I). The port of Churchill was the most active port in the Canadian Arctic prior to its closure in 2016 (Chan *et al.*, 2012) and the environment is warmer than many regions in the Arctic thus risk of aquatic invasive species introductions is high (Goldsmit *et al.*, 2014).

### *Sampling*

Six distinct habitat classes based of Wynja *et al.* (2015) were sampled (Table 1). For each habitat class, four randomly selected 100 m segments were visited at low-tide. Sampling only occurred when tides were lower than 1 m based on tide tables. A photo was taken of each segment and a visual characterization of the intertidal zone was made to assess the Wynja *et al.* (2015) classification of habitats. In each segment, the visual characterization was done by assessing the percentage of each type of habitat corresponding to the descriptions in Wynja *et al.* (2015). For each segment, 15 quadrats (0.5 m X 0.5 m) were randomly tossed in the lower mediolittoral zone parallel to the coastline. Quadrats were stratified among visually characterized habitat types to be representative of the variability within each segment (e.g. if there was 25% sand, 10% boulder and 65% pebbles/cobbles, 3 quadrats were tossed in sand, 2 quadrats in boulder and 10 quadrats were tossed in pebbles/cobbles). For each segment, time was recorder and a habitat characterization through a broad scan survey was realized. For each quadrat, coordinates were recorded and a photograph of the sampled quadrat (labelled) was taken. Then, epifauna was collected in two stages: first, the canopy composed of algae was manually collected and brought back for weight measurements and second, all remaining organisms were collected. Then, to collect

infauna, a smaller quadrat (0.25 m X 0.25m) was thrown inside the previous quadrat and sediments were dug up to 15 cm depth and sieved in a combination of stacked sieve buckets ranging between 1000–4000  $\mu\text{m}$ . Additionally, every visible species of algae or macroinvertebrate within the 100 m segments were recorded during a one-hour beach walk throughout the low tide period by a trained observer. To standardize sampling effort, in each segment, the 100 m of shoreline was always measured through linear distance in parallel to the water line (Archambault and Bourget, 1996). Samples were preserved in 4% seawater-formaldehyde solution buffered with sodium tetraethyl-borate or frozen for later identification in the laboratory. All organisms were counted and identified to the lowest possible taxonomic level. Taxonomic names were verified using the World Register of Marine Species (WoRMS, 2018). Biomass was based on formaldehyde wet mass (after thawing) at 0.001 g precision for macroinvertebrate and 1 g precision for algae. All biomasses were reported in metre-square.

We visually validated the classification of habitat from the eSPACE project. While most sampled habitats were well classified, we found a habitat that was completely misclassified. The Marsh habitat we sampled was not a Marsh habitat described by Wynja et al., 2015 which has “a shoreline periodically or permanently flooded, marshes have no trees or bushes (<25%), and in-season vegetation (>25% local vegetation density) can be seen emerging above water”. The habitats that we explored did not have a shoreline periodically or permanently flooded, there were no trees or bushes or in-season vegetation in a proportion of >25% local vegetation density. In fact, this habitat was similar to the mixed tidal flat habitat except it was covered by a higher density of *Fucus* algae. Since the habitat did look different from the other sampled habitat, it was sampled and named posteriorly as Boulder-strewn tidal flat. It was named following advice from a geographer (Antoine Boisson, pers. comm., 2018)

Table 1. Description of habitats according to Environment Canada shorelines types.

Habitat	Description
Bedrock	Bedrock shorelines are impermeable outcrops of consolidated native rock.
Boulder beach/bank	An unconsolidated accumulation of boulders occurs in the shore zone. Boulders are, by definition, >256 mm in diameter.
Boulder-strewn tidal flat*	The tidal flat is composed of sand or mud, plus (>10%) of boulders. Small amounts (<10%) of granules, pebbles, cobbles, silts or clay may be present.
Mixed sediment beach	The beach is composed of sand plus any combination (>10%) of granules, pebbles, cobbles, and boulders. The interstitial spaces (voids) between the coarse pebble or cobble fractions are infilled with sand or granules.
Mixed tidal flat	The tidal flat is composed of sand or mud, plus any combination of coarse sediments (>10%) such as granules, pebbles, cobbles, and boulders.
Sand beach	The beach is composed of sand for which the grain-size diameter is in the range of 0.0625 to 2.0 mm. Small amounts (<10%) of granules (2–4 mm in diameter), pebbles, cobbles, boulders, silts, or clay may be present.
*Boulder-strewn was not originally in the classification used by Wynja et al. (2015). It was used to replace shorelines classified as Marsh but which did not correspond to the visual validation.	
Source: Wynja et al., 2015	

### *Functional traits data compilation*

Functional traits were divided into 9 categories for a total of 40 trait modalities (Table 2). Traits were selected based on available data for taxa found in the study and traits used previously in the literature (Oug et al., 2012; Krumhansl et al., 2016; Beauchard et al., 2017). Traits were assigned to taxa when the information was available after a meticulous search among peer-reviewed journals, grey literature, taxonomic texts and online databases (WoRMS, 2017; Polytraits, 2017; Encyclopedia of Life: TraitBank, 2017; MarLIN: BIOTIC, 2017) (see Annex II). Taxa with insufficient information were removed from the analysis. A modified fuzzy coding approach (Chevenet et al., 1994) was used to assign scores for each trait. The original fuzzy coding methodology assigns a number from 0 to 3 according to



affinity of traits modalities to account for multiple possibilities of modalities (e.g. Gammarid amphipods might have multiple life habits such as crawlers and swimmers). For example, in this case, scores of 1 and 2 would be attributed to either crawler or swimmer (with the higher score assigned to the dominant modality), respectively, for life habits for a total of 3. This method requires knowledge of which modality is dominant for each species. However, we argue that the precise information needed to make such decisions is rarely sufficient. Our modified scoring assigns a number between 0 and 1 to equally distribute weight between presence of trait modalities (e.g. for gammarid amphipods life habits, we would give a score of 0.5 for crawlers and 0.5 for swimmers and 0 to all other modalities).

To test for differences in functional composition among habitat in functional trait analysis, a community-weighted mean matrix is calculated by multiplying a site by species matrix and a species by traits matrix. Weighting was done for density, biomass and presence or absence. Functional diversity was measured using the two following indices: functional richness which is the volume of the functional space occupied by the community (Villéger et al., 2008) and functional dispersion which is the mean distance in traits space of individuals from the centroids of all species (Laliberté and Legendre, 2010). Functional diversity indices were calculated with the FD package (Laliberté and Legendre, 2010) in R.

### *Statistical analyses*

The effect of habitats on benthic community characteristics and functional diversity indices were tested with a permutational analysis of variance (PER-ANOVA) using Habitat as a fixed factor (six levels: Bedrock, Boulder, Boulder-strewn tidal flat, Mixed Sediment, Mixed tidal flat, Sand) and Segment as a random factor nested within the Habitat factor (4 segments per habitat). Data was combined to include both epifauna and infauna after reporting densities in metre-square for each. Mean community characteristics considered in this study were density (ind. m<sup>-2</sup>) and biomass (g. m<sup>-2</sup>) which were averaged based on the 15 quadrats within each segment. The following diversity metrics were calculated based on invertebrate density data: Shannon-Wiener's diversity ( $H'$ , log<sub>e</sub>), Pielou's evenness ( $J'$ ), taxonomic richness (number of taxa. quadrat<sup>-1</sup>) and taxonomic distinctness ( $\Delta^*$ ). Those

characteristics were tested for invertebrates and algae separately and no density data could be collected for algae. Functional richness and functional dispersion were calculated based on both density and biomass and using data for both invertebrates and algae. Post-hoc pairwise comparisons were applied to test differences in invertebrates' community characteristics between habitats. A separate analysis of richness was done to include diversity data collected for each segment with the timed beach walk.

Using the same statistical design as above, multivariate analyses were carried out on community composition and functional composition for square-root transformed biomass and density data. Gower similarity (S19) was chosen in this analysis because it excludes double zeros. We made the assumption that absence of a species in samples does not mean it is not present and if so, absence of species in more than one site (double zero) does not make those sites similar (Legendre and Legendre, 2012). Presence or absence data was used with Sorensen similarity (S8) (Clarke and Gorley, 2006). Permutated analysis of variance (PERMANOVA) was used to test for differences in community composition and functional composition between habitats with 9999 permutations followed by post-hoc pairwise comparisons. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) was used to illustrate ordination of samples using standardized distances. For better visualization, distances among centroids were calculated on PCO axes for each segment of the habitats. Homogeneity of dispersions within groups was tested using PERMDISP. Identification of the top 3 taxa contributing most to the dissimilarity between habitats was done using a similarity percentage test (SIMPER) on a Bray-Curtis similarity matrix. A Pearson correlation and Draftsman's plot were performed on community-weighted mean matrices to explore correlations among traits.

Table 2. Functional traits and their modalities	
<b>Traits</b>	<b>Modalities</b>
Algae	Habitat-forming Exposed
Adult life habit	Attached/sessile Tubicolous/permanent tubes Burrower Surface crawler Swimmer
Body size	Small <2 cm Medium >2 cm <5 cm Large >5 cm
Trophic mode	Suspension/filter feeder Scraper/grazer Surface/deposit feeder Subsurface/deposit feeder Dissolved matter/symbionts Scavenger Carnivore/omnivore Photoautotroph
Robustness	Fragile Intermediate Robust
Sediment mixing /bioturbation	None Diffusive/active burrower Gallery burrower Surface dweller Tube burrower
Life span	<1 year 1–5 years >5 years
Reproductive frequency	Less than once a year Once a year More than once a year
Reproductive techniques	Asexual (budding) Broadcast spawner Demersal eggs Brooder/viviparous Oviparous
Larvae type	Planktotroph (feeding larvae) Lecitotroph (non-feeding larvae)

To explain intra-habitat variability, salinity was investigated using indicators (marine-Hudson Bay vs. estuarine Churchill River). The effect of salinity on community composition (presence or absence data) was tested with a permutated analysis of variance (PERMANOVA) with Salinity as a fixed factor (two levels: high salinity (marine-Hudson Bay) and low salinity (estuarine-Churchill River)) with 9999 permutations.

To test non-randomness significance between community-weighted mean matrix and species composition matrix, a Procrustes test (protest) was performed using non-averaged data. Results are expressed as a correlation-like statistic derived from symmetric Procrustes sum of squares.

PER-ANOVAs, PERMANOVAs, nMDS, diversity metrics and Draftsman's plots were performed using PRIMER-E software version 6 (Clarke and Gorley 2006). Functional diversity, Procrustes test (vegan) and Pearson's correlations (pgirmess package) were calculated in R version 3.3.3. Statistical significance at  $\alpha < 0.05$  was used for all tests.

## 2.5 RESULTS

### *Community characteristics of coastal habitats*

As predicted, results of univariate PER-ANOVAs showed an effect of Habitat on all mean invertebrate community characteristics but there was also an effect of Segment on every mean invertebrate community characteristic (Table 3). Density (N) of benthic invertebrates in Boulder-strewn and Sand was higher than most sampled habitats (PER-ANOVA;  $F_{(5,18,336)} = 7.72$ ,  $p < 0.001$ ; Figure 2a). Sand also had higher biomass of invertebrates compared to all other habitats, while Boulder-strewn was higher than Bedrock and Mixed Sediment (Figure 2b). For Shannon-Wiener's diversity index ( $H'$ ) and richness (S), Boulder-strewn, Mixed tidal flat and Sand had higher values than Bedrock, Boulder and Mixed sediment (Figure 2c-d). Pielou's evenness ( $J'$ ) and taxonomic distinctness ( $\Delta^*$ ) values for Bedrock were lower than most habitats.

Results of univariate PER-ANOVAs on algal community characteristics showed a significant effect of Habitat on mean algal biomass, richness, Shannon-Wiener's diversity and Pielou's evenness (Figure 3). There was also a significant effect of Segment on richness. Algal biomass in the Boulder-strewn tidal flat was higher than in all other habitats (PER-ANOVA;  $F_{(5,16, 185)} = 7.13, p < 0.01$ ). For richness (S), Bedrock, Boulder and Boulder-strewn tidal flat had higher values than Mixed sediment, Mixed tidal and Sand (PER-ANOVA;  $F_{(5,18, 336)} = 8.45, p < 0.001$ ). For Shannon-Wiener's diversity (H') and Pielou's evenness (J') Bedrock had higher values than all other habitats (PER-ANOVA H';  $F_{(5,18, 336)} = 5.46, p < 0.01$ ).

Overall richness was also investigated. It included data for both invertebrates, algae as well as the data from the timed beach walk. Results were similar to invertebrate richness with higher richness in Mixed tidal flat, Boulder-strewn and Sand (see Annex III).

#### *Communities composition of coastal habitats*

Results of multivariate PERMANOVAs demonstrated an effect of Habitat on invertebrate community composition (density, biomass and presence or absence) (Table 4). Pairwise comparisons were significant mostly for Boulder-strewn and Sand but varied between density, biomass and presence-absence. nMDS representation of community composition on centroids of segments illustrated a strong grouping by habitat class with Boulder-strewn tidal flat, Bedrock and Sand segments grouping most tightly while communities in Mixed sediment and Boulder segments were more variable (Figure 4). Communities in Sand and Mixed tidal segments also overlapped slightly.

SIMPER analysis on presence or absence data showed dissimilarity between each habitat combination with different taxa contributing to the dissimilarity between habitats (Table 5). For example, a high average presence of *Macoma balthica* in Mixed tidal flat and Sand and a low average presence of this species in Bedrock, Boulder, Boulder-strewn and Mixed sediment explained about 9-13% of the dissimilarity between those habitats. *Gammarus* taxa (*Gammarus oceanicus*, *Gammarus setosus* and *Gammarus* sp.) had a low

average presence in Bedrock and Boulder explaining dissimilarities with all other habitats. *Littorina* taxa (*Littorina saxatilis* and *Littorina* sp.) were highly present in Boulder-strewn habitats and less present in Boulder, Mixed sediment, Mixed tidal flat and Sand, while *Mytilus* sp. had a high average presence in Boulder and Boulder-strewn locations, explaining dissimilarities with all other habitats. Nematodes and oligochetes were present in Mixed sediment explaining the dissimilarities between this habitat and all other habitats.

For the algal communities, results of multivariate PERMANOVAs demonstrated an effect of Habitat on biomass (PERMANOVA;  $F_{(5,16,185)} = 2.44$ ,  $p = 0.032$ ) and an effect of both Habitat and Segment on presence-absence (PERMANOVA;  $F_{(5,16,185)} = 2.68$ ;  $3.39$ ,  $p = 0.022$ ;  $p < 0.001$ ). Algal composition of all habitats were dominated by three *Fucus* taxa, with *Fucus distichus distichus* having the highest biomass in all habitats (Figure 5). The highest biomass of *Fucus distichus evanescens* was found in Sand while Bedrock had the highest biomass of *Fucus* sp. (Figure 5). This could be because specimens in this habitat are smaller and not identifiable to species level. Diatoms were found in low biomass in all habitats with the exception of Boulder-strewn. Other taxa of algae were of extremely low biomass and thus not visible in this graph.

Table 3. Nested PER-ANOVA results testing for the effect of Habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn tidal flat, mixed sediment, mixed tidal flat, sand) and Segment nested in Habitat factor (random with 4 segments per habitat) on mean invertebrate community characteristics: richness (S), density (N), biomass, Shannon-Wiener diversity ( $H'$ ), Pielou's evenness ( $J'$ ) and taxonomic distinctness ( $\Delta^*$ ). To meet assumptions, PER-ANOVAs were permuted (9999). Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in **bold**

Variables	Source	df	MS	F	<i>p</i>
S	Habitat	5	236.96	9.060	<b>&lt;0.001</b>
	Segment(Habitat)	18	26.15	5.470	<b>&lt;0.001</b>
	Error	336	4.78		
N	Habitat	5	3.06E+07	7.720	<b>&lt;0.001</b>
	Segment(Habitat)	18	3.96E+06	4.548	<b>&lt;0.001</b>
	Error	336	8.71E+05		
Biomass	Habitat	5	8.93E+05	12.622	<b>&lt;0.001</b>
	Segment(Habitat)	18	7.07E+04	5.590	<b>&lt;0.001</b>
	Error	336	1.27E+04		
$H'$	Habitat	5	3.81	8.074	<b>&lt;0.001</b>
	Segment(Habitat)	18	0.47	3.073	<b>&lt;0.001</b>
	Error	336	0.15		
$J'$	Habitat	5	0.47	2.867	<b>0.039</b>
	Segment(Habitat)	18	0.16	3.104	<b>&lt;0.001</b>
	Error	336	0.05		
$\Delta^*$	Habitat	5	6514.40	4.765	<b>0.007</b>
	Segment(Habitat)	18	1367.20	2.523	<b>&lt;0.001</b>
	Error	336	541.86		

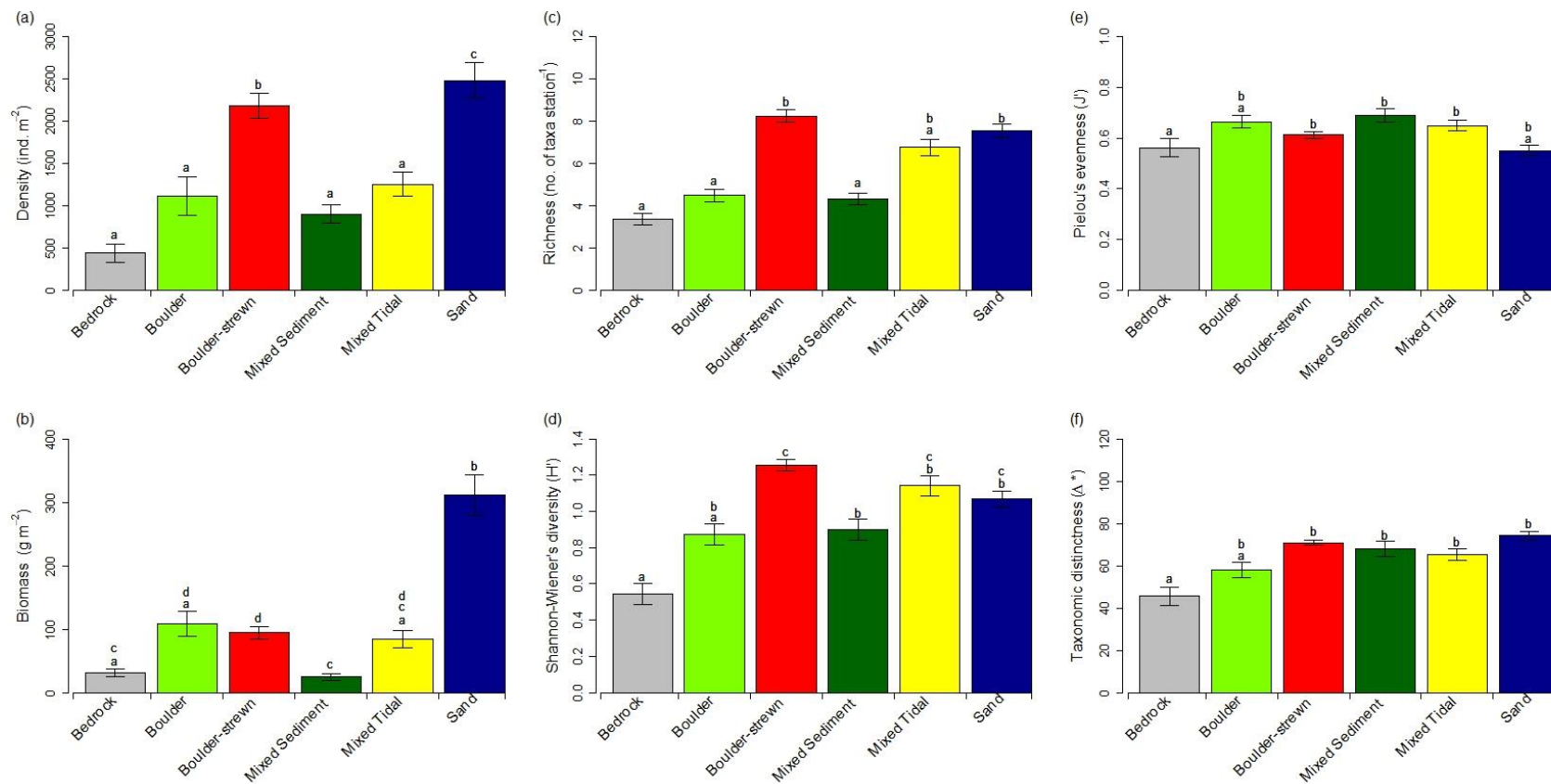


Figure 2. Mean ( $\pm$  SE) invertebrates community characteristics for the six habitat classes (n=60). (a) density (ind. m<sup>-2</sup>); (b) biomass (g m<sup>-2</sup>); (c) richness (no. of taxa quadrat<sup>-1</sup>); (d) Shannon-Wiener's diversity index (H'); (e) Pielou's evenness index (J'); (f) taxonomic distinctness ( $\Delta^*$ ). Different letters (a-c) above bars indicate significant differences (p < 0.05) based on pairwise comparisons (see Table 2)



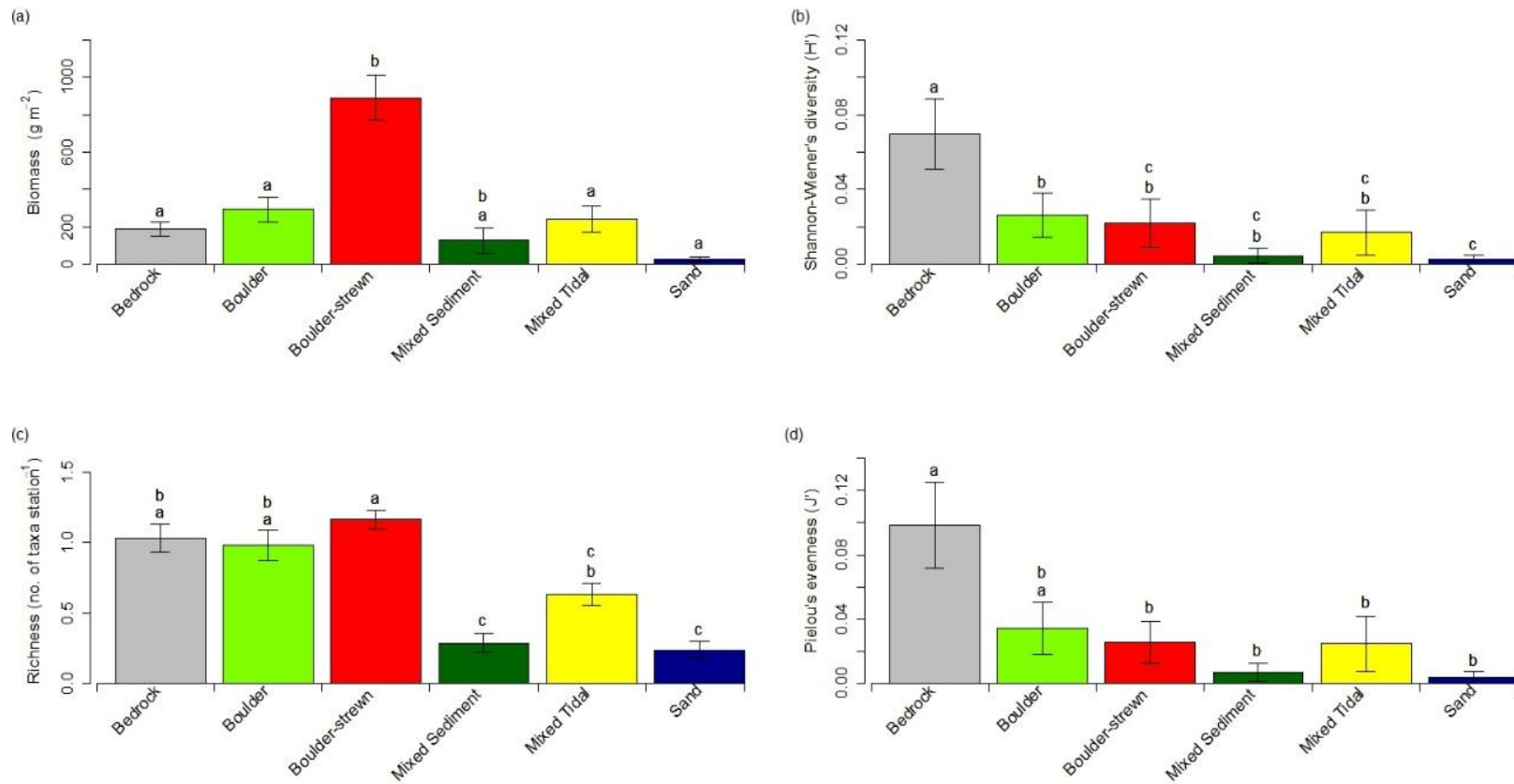


Figure 3. Mean ( $\pm$  SE) algal community characteristics for the six habitat classes ( $n=60$ ). (a) biomass ( $\text{gm}^{-2}$ ); (b) Shannon-Wiener's diversity index ( $H'$ ); (c) richness (no. of taxa quadrat $^{-1}$ ); (d) Pielou's evenness index ( $J'$ ). Different letters (a-c) above bars indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) based on pairwise comparisons

Table 4. Nested PERMANOVA results and pairwise tests testing for the effect of Habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn tidal flat, mixed sediment, mixed tidal flat, sand; n=60) and Segment nested in Habitat factor (random with 4 segments per habitat) on invertebrate community composition ( $\sqrt{\text{density}}$ ,  $\sqrt{\text{biomass}}$  and presence or absence). Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in **bold**

Source	Density			Biomass			Presence or absence		
	Habitat	Segment(Habitat)	Error	Habitat	Segment(Habitat)	Error	Habitat	Segment(Habitat)	Error
Df	5	18	333	5	18	333	5	18	333
MS	7175.1	1173.6	325.8	4643.8	1139.9	345.13	38629.0	5167.8	1034.8
F	6.116	3.603		4.075	3.303		7.478	4.994	
$p(\text{perm})$	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>		<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>		<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>	
Pair-wise tests			t	$p(\text{perm})$				t	$p(\text{perm})$
Bedrock, Boulder			1.18	0.246				1.73	<b>0.028</b>
Bedrock, Boulder-strewn			4.06	<b>0.015</b>				4.04	<b>0.016</b>
Bedrock, Mixed Sediment			1.62	0.103				3.13	<b>0.028</b>
Bedrock, Mixed Tidal			1.77	<b>0.039</b>				3.37	<b>0.031</b>
Bedrock, Sand			4.00	<b>0.019</b>				5.22	<b>0.026</b>
Boulder, Boulder-strewn			2.75	<b>&lt;0.001*</b>				2.09	<b>0.013*</b>
Boulder, Mixed Sediment			1.41	0.090*				1.87	0.054*
Boulder, Mixed Tidal			1.23	0.151*				2.36	<b>0.004*</b>
Boulder, Sand			3.21	<b>0.016</b>				3.59	<b>0.020</b>
Boulder-strewn, Mixed Sediment			3.26	<b>&lt;0.001*</b>				2.43	<b>0.003*</b>
Boulder-strewn, Mixed Tidal			1.77	<b>0.003*</b>				2.28	<b>0.002*</b>
Boulder-strewn, Sand			3.73	<b>0.019</b>				4.22	<b>0.011</b>
Mixed Sediment, Mixed Tidal			1.57	<b>0.023*</b>				1.93	<b>0.017*</b>
Mixed Sediment, Sand			3.33	<b>0.017</b>				2.75	<b>0.021</b>
Mixed Tidal, Sand			2.00	<b>0.028</b>				1.03	0.340

\* Indicates that Monte Carlo  $p$  value was used where the number of permutations was below 100

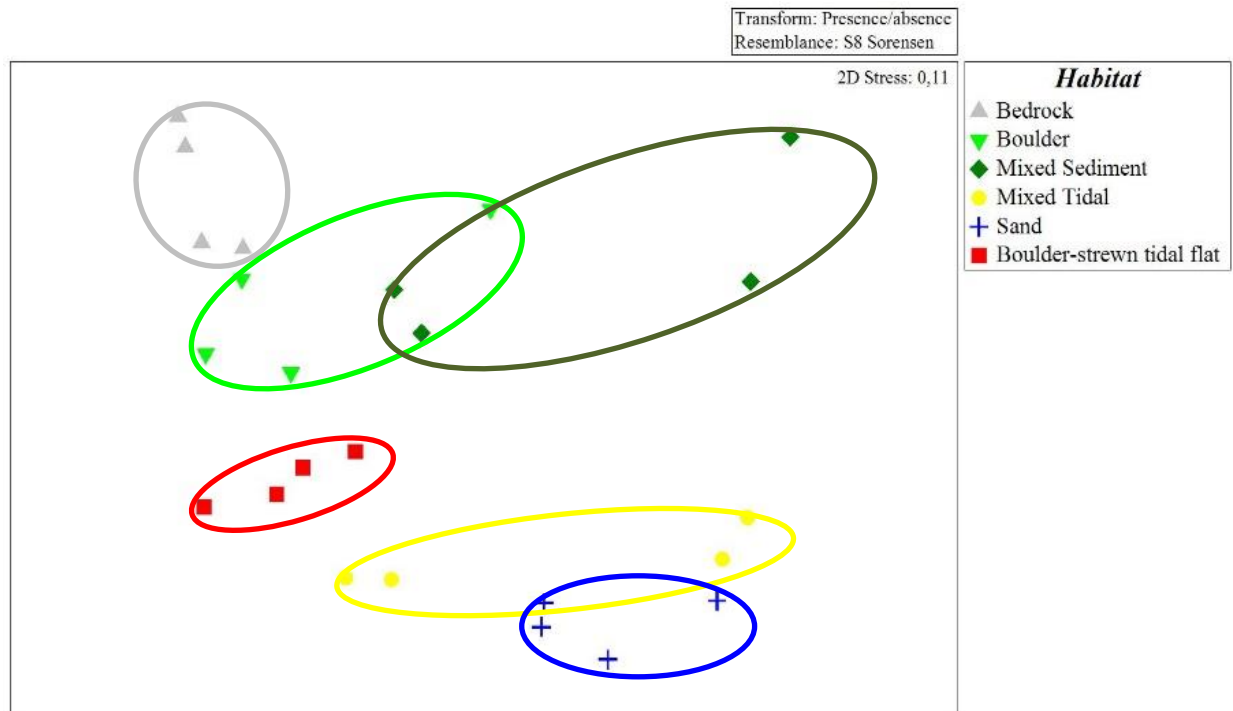


Figure 4. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination on centroids of community composition from six habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn tidal flat, mixed sediment, mixed tidal flat and sand;  $n=60$ ). Based on Sorensen similarity on presence or absence data. Circles were hand drawn to improve visualization

Table 5. Top 3 invertebrate taxa contributing most to dissimilarity between each pair of Habitat classes based on presence-absence data

Regional comparison /Taxon	Average presence		Average dissim. (%) ± SD	Contr. (%)	Regional comparison /Taxon	Average presence		Average dissim. (%) ± SD	Contr. (%)	Regional comparison /Taxon	Average presence		Average dissim. (%) ± SD	Contr. (%)
<b>Bedrock vs. Boulder</b>	Bedrock	Boulder			<b>Boulder vs. Boulder-strewn</b>	Boulder	Boulder-strewn			<b>Boulder-strewn vs. Mixed sed.</b>	Boulder-strewn	Mixed sed.		
Dissim. = 51%					Dissim. = 46%					Dissim. = 53%				
<i>Mytilus</i> sp.	0.47	0.65	7.92 ± 0.91	15.61	<i>Gammarus</i> sp.	0.30	0.75	5.00 ± 1.09	10.79	<i>Mytilus</i> sp.	0.93	0.28	5.99 ± 1.37	11.40
<i>Gammarus setosus</i>	0.34	0.63	7.82 ± 1.01	15.40	<i>Littorina</i> sp.	0.10	0.60	4.48 ± 1.02	9.66	<i>Littorina</i> sp.	0.60	0.07	4.89 ± 1.08	9.30
<i>Gammarus oceanicus</i>	0.57	0.80	7.08 ± 0.81	13.95	Oligochaeta	0.35	0.47	4.10 ± 0.95	8.84	Oligochaeta	0.47	0.80	4.73 ± 1.01	9.00
<b>Bedrock vs. Boulder-strewn</b>	Bedrock	Boulder-strewn			<b>Boulder vs. Mixed sed.</b>	Boulder	Mixed sed.			<b>Boulder-strewn vs. Mixed tidal</b>	Boulder-strewn	Mixed tidal		
Dissim. = 54%					Dissim. = 54%					Dissim. = 52%				
<i>Gammarus setosus</i>	0.34	0.97	6.47 ± 1.19	11.95	Oligochaeta	0.35	0.80	7.44 ± 1.03	13.82	<i>Macoma balthica</i>	0.15	0.85	5.11 ± 1.45	9.75
<i>Gammarus</i> sp.	0.21	0.75	5.72 ± 1.20	10.57	Nematoda	0.27	0.57	7.06 ± 1.05	13.12	<i>Mytilus</i> sp.	0.93	0.43	4.18 ± 0.99	7.98
<i>Mytilus</i> sp.	0.47	0.93	5.29 ± 1.00	9.77	<i>Mytilus</i> sp.	0.65	0.28	6.85 ± 0.96	12.73	<i>Littorina saxatilis</i>	1.00	0.57	3.79 ± 0.83	7.24
<b>Bedrock vs. Mixed sed.</b>	Bedrock	Mixed sed.			<b>Boulder vs. Mixed tidal</b>	Boulder	Mixed tidal			<b>Boulder-strewn vs. Sand</b>	Boulder-strewn	Sand		
Dissim. = 65%					Dissim. = 64%					Dissim. = 54%				
Oligochaeta	0.12	0.80	9.78 ± 1.33	15.08	<i>Macoma balthica</i>	0.05	0.85	7.94 ± 1.34	12.39	<i>Mytilus</i> sp.	0.93	0.05	5.81 ± 2.37	10.80
<i>Gammarus oceanicus</i>	0.57	0.75	7.75 ± 0.87	11.96	<i>Littorina saxatilis</i>	0.87	0.57	7.19 ± 0.84	11.22	<i>Macoma balthica</i>	0.15	0.98	5.53 ± 1.96	10.28
<i>Gammarus setosus</i>	0.34	0.57	7.64 ± 1.03	11.78	<i>Gammarus</i> sp.	0.30	0.60	5.87 ± 1.00	9.17	<i>Littorina</i> sp.	0.60	0.05	3.76 ± 1.14	7.00
<b>Bedrock vs. Mixed tidal</b>	Bedrock	Mixed tidal			<b>Boulder vs. Sand</b>	Boulder	Sand			<b>Mixed sed vs. Sand</b>	Mixed sed.	Sand		
Dissim. = 70%					Dissim. = 59%					Dissim. = 58%				
<i>Macoma balthica</i>	0.00	0.85	9.01 ± 1.55	12.79	<i>Macoma balthica</i>	0.05	0.98	8.41 ± 2.48	14.25	<i>Macoma balthica</i>	0.07	0.98	8.30 ± 2.51	14.36
<i>Gammarus setosus</i>	0.34	0.72	6.88 ± 1.04	9.77	<i>Gammarus</i> sp.	0.30	0.71	5.62 ± 1.13	9.52	Nematoda	0.57	0.12	4.91 ± 1.09	8.50
<i>Gammarus</i> sp.	0.21	0.60	6.54 ± 1.04	9.28	<i>Mytilus</i> sp.	0.65	0.05	5.42 ± 1.23	9.19	<i>Gammarus</i> sp.	0.50	0.71	4.76 ± 0.91	8.23
<b>Bedrock vs. Sand</b>	Bedrock	Sand			<b>Mixed sed. vs. Mixed tidal</b>	Mixed sed.	Mixed tidal			<b>Mixed tidal vs. Sand</b>	Mixed tidal	Sand		
Dissim. = 69%					Dissim. = 59%					Dissim. = 50%				
<i>Macoma balthica</i>	0.00	0.98	9.58 ± 3.16	13.82	<i>Macoma balthica</i>	0.07	0.85	7.85 ± 1.42	13.21	<i>Littorina saxatilis</i>	0.57	0.66	5.56 ± 1.09	11.17
<i>Gammarus setosus</i>	0.34	0.85	6.62 ± 1.23	9.54	Oligochaeta	0.80	0.45	5.21 ± 0.84	8.78	Oligochaeta	0.45	0.53	4.07 ± 0.92	8.17
<i>Gammarus</i> sp.	0.21	0.71	6.18 ± 1.19	8.92	<i>Littorina saxatilis</i>	0.52	0.57	5.02 ± 0.79	8.45	<i>Gammarus</i> sp.	0.60	0.71	3.47 ± 0.83	6.97

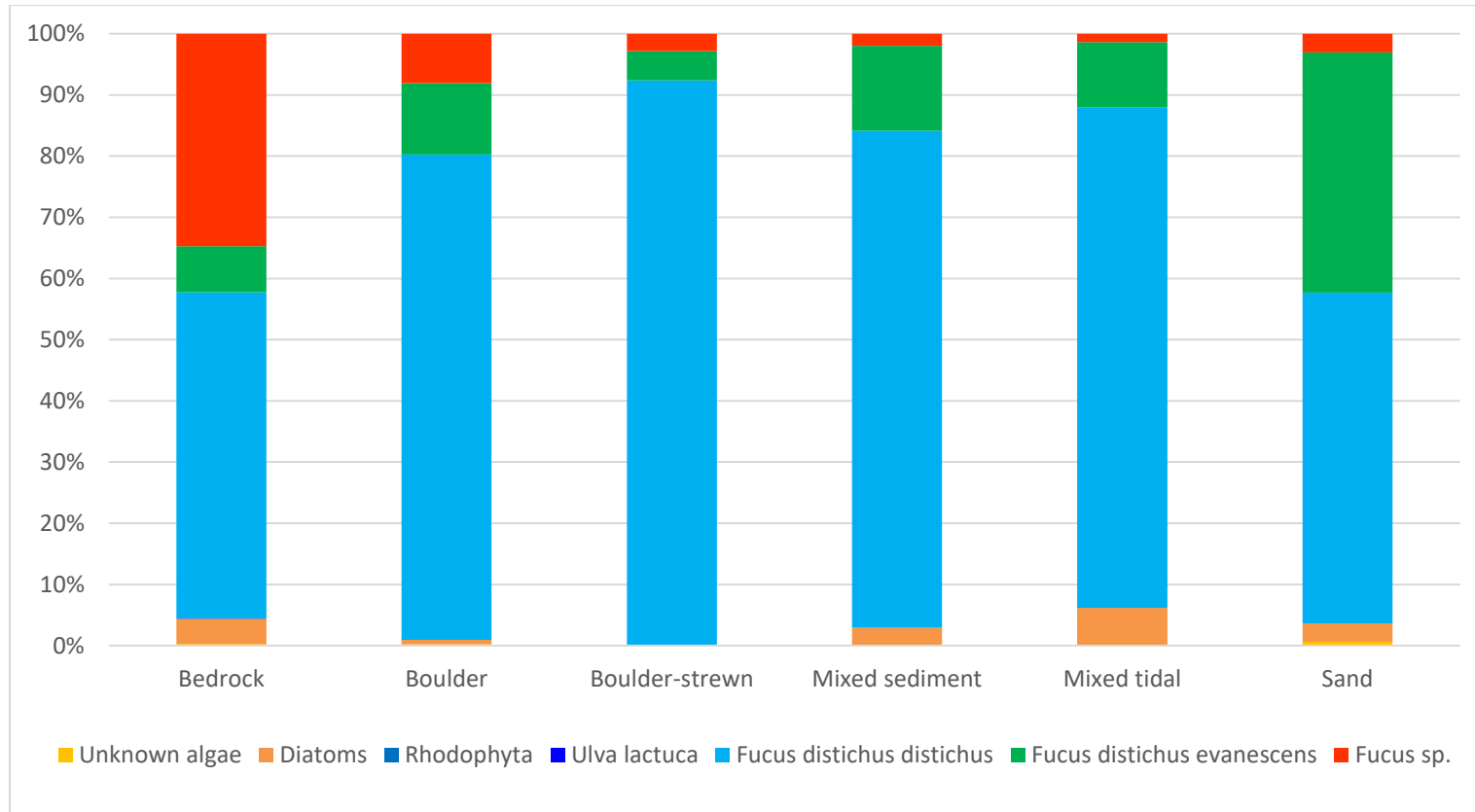


Figure 5. Average composition of algal biomass for each Habitat classes (Bedrock, Boulder, Boulder-strewn tidal flat, Mixed sediment, Mixed tidal flat and Sand)

### *Intra-habitat variability*

As described above, in addition to a strong effect of habitat class, there were significant differences between segments within each habitat (e.g., Figure 6 based on density). For example, in Mixed tidal flat, the first two segments had substantially higher densities than the last two segments and Sand third and fourth segments had higher densities than the first and second segments. Significant intra-habitat differences were also seen in Boulder, Bedrock, Mixed sediment, however these were less pronounced. These patterns are supported by PERMDISP results indicating that there was the highest dispersion within groups for Mixed tidal flat ( $20.97 \pm 0.86$ ) and Sand ( $19.89 \pm 0.67$ ) and lowest dispersion for Bedrock ( $11.67 \pm 1.13$ ). These dispersion values are close to what can be observed for those habitats in the nMDS (Figure 4).

In general, the segments with lower densities in each habitat class were situated in the estuary of Churchill River (low salinity) rather than in marine Hudson Bay (high salinity), suggesting a potential effect of salinity. This hypothesis was clearly supported by comparisons of community composition (based on density) which showed clear groupings by qualitative salinity-location (marine-Hudson Bay vs. estuarine-Churchill River) (Multivariate PERMANOVA;  $F_{(1, 355)} = 24.21$ ;  $p < 0.001$ ; Figure 7).

According to results from the estimates of components of variation on density data, the variation was highest in the residuals (67.34% of variation) followed by variation between habitats (20.87% of variation) and the least variation was found between segments (11.79% of variation). This indicates that the variation between segments was not as important as the variation found between habitats and that variation was highest between quadrats. Similar results were found for all analyses of intra-habitat variability with data based on biomass and presence or absence.

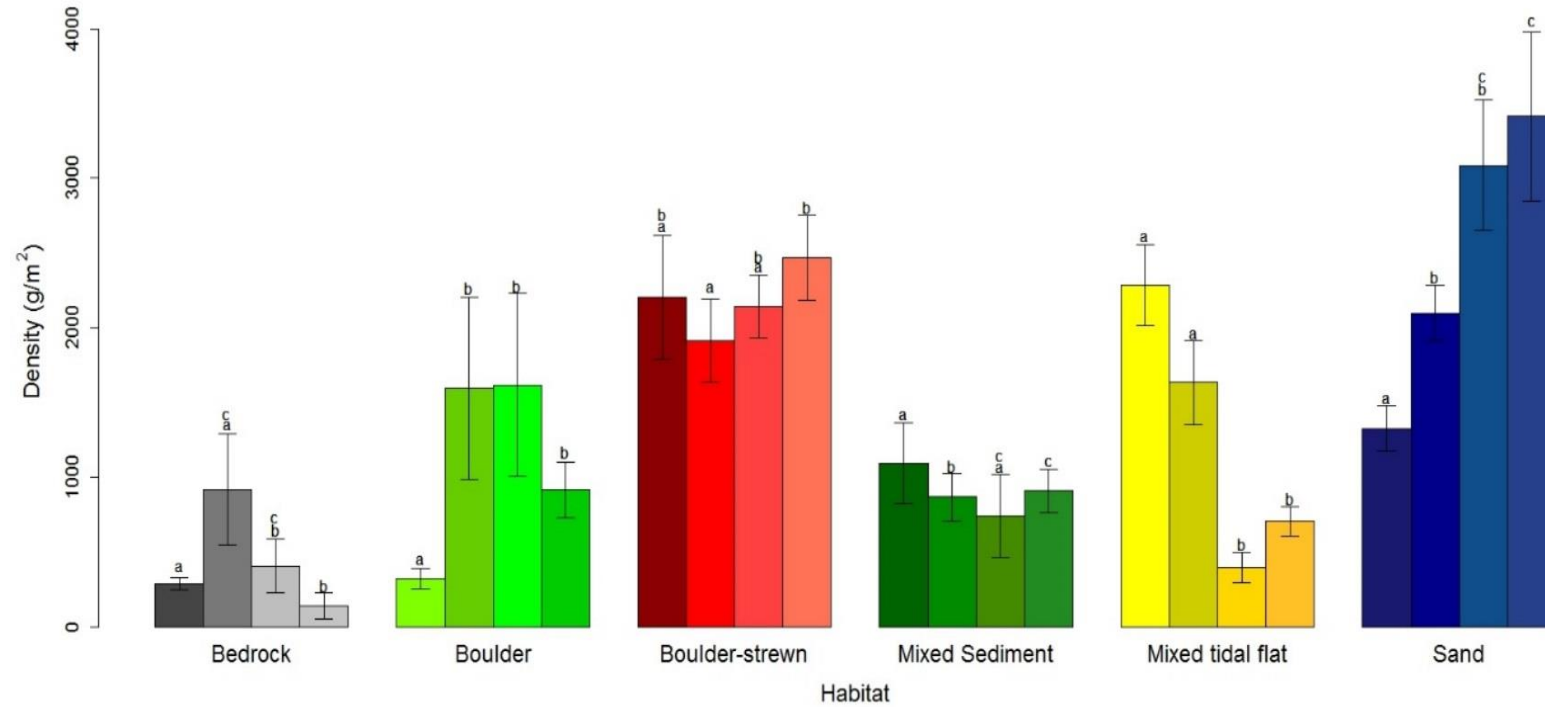


Figure 6. Mean ( $\pm$  SE) density (ind. m<sup>-2</sup>) for each segment of the six habitat classes (Bedrock, Boulder, Boulder-strewn, Mixed sediment, Mixed tidal flat; n=15). Different letters (a-c) above bars indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) based on pairwise comparisons

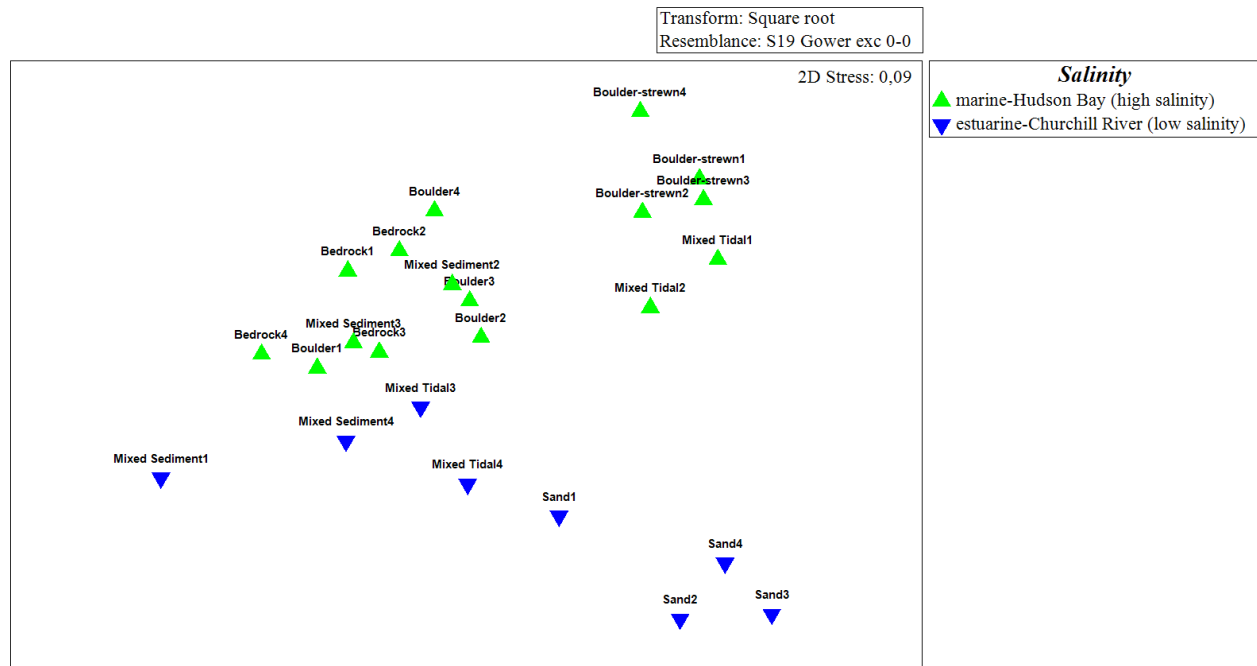


Figure 7. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination on centroids of community composition in relation to salinity (marine-Hudson Bay (high salinity) vs. estuarine-Churchill River (low salinity)) based on Gower (S19) on density data



### *Functional composition of coastal habitats*

According to results of multivariate PERMANOVAs, there was an effect of Habitat and Segment factors on functional traits composition of invertebrates (Community-weighted means for density, biomass and presence or absence) (Table 6). Pairwise comparisons of functional composition between habitat classes show the differences in functional traits (Table 6) and are clearly illustrated by the MDS plot which shows aggregation by habitat class (Figure 8). The top 3 traits contributing to the dissimilarity between each pair of Habitat classes based on invertebrate presence or absence varied among habitats (Table 7), with a high presence of *surface dwellers*, *surface/deposit feeders* and *subsurface/deposit feeders* in Mixed tidal flat, Sand and Boulder-strewn each explaining around 5% of the dissimilarity with Bedrock, Boulder and Mixed sediment. A high presence of *habitat forming*, *exposed* and *photoautotrophic* organisms in Boulder-strewn habitats were each responsible for 7% of the dissimilarity with Mixed sediment, Mixed tidal flat and Sand. Additionally, Boulder-strewn dissimilarity with Bedrock and Boulder was explained by the high presence of *burrowers* and *intermediate* robustness. The higher presence of organisms with traits such as *broadcast spawning*, *suspension/filter feeding* and having a lifespan of *<5 years* in Boulder habitat explained dissimilarity with Bedrock. The Mixed sediment habitat had higher presence of *diffusive/active burrowers*, *dissolved matter* consumers and *asexual* reproducing organisms explaining the dissimilarity of this habitat with Bedrock and Boulder.

None of the examined traits were significantly correlated with each other ( $p > 0.05$ ). However, species composition was highly correlated with functional composition (Procrustes test; correlation: 0.67, P-value = 0.001; 999 permutations).

### *Functional indices*

There was a significant effect of both Habitat and Segment factors on mean functional richness and mean functional dispersion based on results using biomass and density community weighted mean (CWM) (Table 8). Functional richness based on biomass data (Figure 9a) was similar between Bedrock, Boulder, Mixed sediment and Sand and lower than

Boulder-strewn and Mixed tidal flat. Functional richness was higher in Boulder-strewn and in Mixed tidal flat, which were both statistically similar to each other. Similar results were found with results based on density (see Annex V). Functional dispersion was significantly lower in Bedrock, Boulder-strewn and Sand based on biomass data (Figure 9b) whereas results based on density data showed that Boulder-strewn had the highest functional dispersion. However, most habitats were not significantly different.

Table 6. Nested PERMANOVA results and pairwise tests testing for the effect of Habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn, mixed sediment, mixed tidal flat, sand; n=60) and Segment nested in Habitat factor (random with 4 segments per habitat) on community functional traits composition ( $\sqrt{\text{density}}$ ,  $\sqrt{\text{biomass}}$  and presence or absence). Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in **bold**

Biomass				Density			Presence or absence		
Source	Habitat	Segment(Habitat)	Error	Habitat	Segment(Habitat)	Error	Habitat	Segment(Habitat)	Error
Df	5	18	333	5	18	333	5	18	333
MS	13493	2224.3	404.42	12196	2118.9	283.94	10109	991.9	279.5
F	6.07	5.50		5.76	7.46		10.20	3.55	
$p(\text{perm})$	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>		<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>		<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>	
Pair-wise tests		t	$p(\text{perm})$			t	$p(\text{perm})$		
Bedrock, Boulder		1.03	0.386			1.54	0.241		
Bedrock, Boulder-strewn		1.09	0.321			0.79	0.576		
Bedrock, Mixed Sediment		1.58	0.076			2.74	<b>0.023</b>		
Bedrock, Mixed Tidal		1.80	0.070			2.86	<b>0.023</b>		
Bedrock, Sand		4.96	<b>0.009</b>			7.35	<b>0.014</b>		
Boulder, Boulder-strewn		1.31	0.232*						
Boulder, Mixed Sediment		1.41	0.164*			1.38	0.187*		
Boulder, Mixed Tidal		1.43	0.150*			1.39	0.177*		
Boulder, Sand		4.76	<b>0.022</b>			3.34	<b>0.025</b>		
Boulder-strewn, Mixed Sediment		2.39	<b>0.009*</b>			1.57	0.132*		
Boulder-strewn, Mixed Tidal		2.43	<b>0.007*</b>			1.89	<b>0.036*</b>		
Boulder-strewn, Sand		10.81	<b>0.007</b>			7.21	<b>0.011</b>		
Mixed Sediment, Mixed Tidal		1.37	0.164*			1.33	0.194*		
Mixed Sediment, Sand		3.07	<b>0.023</b>			2.93	<b>0.025</b>		
Mixed Tidal, Sand		2.48	<b>0.022</b>			1.68	0.081		

\* Indicates that Monte Carlo  $p$  value was used where the number of permutations was below 100

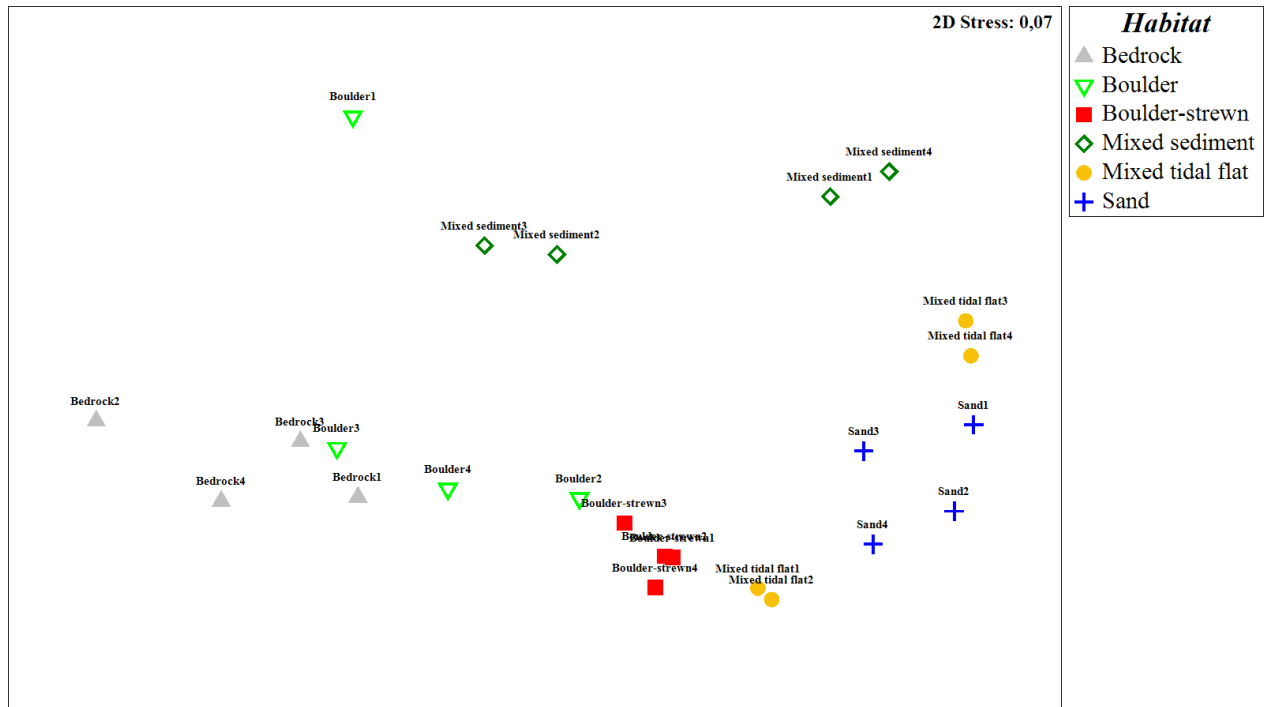


Figure 8. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) ordination on centroids of functional traits composition of six habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn tidal flat, mixed sediment, mixed tidal flat and sand). Based on Sorensen similarity on presence or absence data

Table 7. Top 3 traits contributing most to dissimilarity between each pair of Habitat classes based on presence-absence data

Regional comparison /Taxon	Average presence		Average dissim. (%) ± SD	Contr . (%)	Regional comparison /Taxon	Average presence		Average dissim. (%) ± SD	Contr . (%)	Regional comparison /Taxon	Average presence		Average dissim. (%) ± SD	Contr . (%)
<b>Bedrock vs. Boulder</b>	Bedrock	Boulder			<b>Boulder vs. Boulder-strewn</b>	Boulder	Boulder-strewn			<b>Boulder-strewn vs. Mixed sed.</b>	Boulder-strewn	Mixed sed.		
Dissim. = 27%					Dissim. = 22%					Dissim. = 24%				
Broadcast spawner	0.50	0.68	1.25 ± 0.96	4.63	Burrower	0.33	0.77	1.16 ± 1.16	5.29	Habitat forming	0.93	0.18	1.51 ± 1.74	6.20
Lifespan(>5years)	0.52	0.68	1.24 ± 0.95	4.59	Surf/deposit feeder	0.33	0.72	1.11 ± 1.12	5.09	Exposed	0.93	0.18	1.51 ± 1.74	6.20
Susp/filter feeder	0.55	0.75	1.22 ± 0.92	4.53	Surface dweller	0.32	0.68	1.12 ± 1.11	5.01	Photoautotroph	0.95	0.25	1.42 ± 1.54	5.84
<b>Bedrock vs. Boulder-strewn</b>	Bedrock	Boulder-strewn			<b>Boulder vs. Mixed sed.</b>	Boulder	Mixed sed.			<b>Boulder-strewn vs. Mixed tidal</b>	Boulder-strewn	Mixed tidal		
Dissim. = 25%					Dissim. = 27%					Dissim. = 18%				
Rob (intermediate)	0.24	0.92	1.49 ± 1.52	5.87	Photoautotroph	0.72	0.25	1.37 ± 1.13	4.56	Habitat forming	0.93	0.43	1.01 ± 1.09	5.62
Burrower	0.14	0.77	1.38 ± 1.38	5.45	Dissolved matter	0.35	0.80	1.36 ± 1.15	4.52	Exposed	0.93	0.43	1.01 ± 1.09	5.62
Surf/deposit feeder	0.16	0.72	1.29 ± 1.29	5.07	Diff/active burrow	0.38	0.83	1.35 ± 1.12	4.50	Tubicolous	0.32	0.60	0.91 ± 1.06	5.04
<b>Bedrock vs. Mixed sed.</b>	Bedrock	Mixed sed.			<b>Boulder vs. Mixed tidal</b>	Boulder	Mixed tidal			<b>Boulder-strewn vs. Sand</b>	Boulder-strewn	Sand		
Dissim. = 33%					Dissim. = 30%					Dissim. =18%				
Diff/active burrow.	0.14	0.83	1.73 ± 1.61	5.09	Subsurf/deposit feeder	0.13	0.92	1.65 ± 1.81	5.58	Habitat forming	0.93	0.14	1.39 ± 2.03	7.69
Dissolved matter	0.12	0.80	1.68 ± 1.56	4.96	Surface dweller	0.32	0.93	1.39 ± 1.29	4.72	Exposed	0.93	0.14	1.39 ± 2.03	7.69
asexual	0.12	0.80	1.68 ± 1.56	4.96	Surf/dep feeder	0.33	0.92	1.35 ± 1.24	4.59	Photoautotroph	0.95	0.22	1.29 ± 1.69	7.11
<b>Bedrock vs. Mixed tidal</b>	Bedrock	Mixed tidal			<b>Boulder vs. Sand</b>	Boulder	Sand			<b>Mixed sed. vs. Sand</b>	Mixed sed.	Sand		
Dissim. = 35%					Dissim. = 30%					Dissim. =25%				
Surf/deposit feeder	0.02	0.92	1.91 ± 2.56	5.50	Subsurf/deposit feeder	0.13	0.98	1.72 ± 2.17	5.74	Subsurf/deposit feeder	0.12	0.98	1.71 ± 2.35	6.91
Surface dweller	0.10	0.93	1.80 ± 2.07	5.20	Tube burrower	0.07	0.80	1.47 ± 1.66	4.91	Rob (intermediate)	0.27	0.98	1.46 ± 1.55	5.90
Burrower	0.14	0.90	1.69 ± 1.77	4.88	Surface dweller	0.32	0.98	1.41 ± 1.37	4.71	Tube burrower	0.07	0.80	1.45 ± 1.68	5.84
<b>Bedrock vs. Sand</b>	Bedrock	Sand			<b>Mixed sed. vs. Mixed tidal</b>	Mixed sed.	Mixed tidal			<b>Mixed tidal flat vs. Sand</b>	Mixed tidal	Sand		
Dissim. = 36%					Dissim. =27%					Dissim.= 17%				
Subsurf/deposit feeder	0.02	0.98	2.01± 4.07	5.64	Subsurf/deposit feeder	0.12	0.92	1.64 ± 1.92	6.14	Attached	0.63	0.27	0.97 ± 1.11	5.72
Surface dweller	0.10	0.98	1.85 ± 2.50	5.21	Rob (intermediate)	0.27	0.92	1.42 ± 1.41	5.33	Photoautotroph	0.57	0.22	0.92 ± 1.06	5.44
Burrower	0.14	0.98	1.79 ± 2.20	5.04	Lifespan(>5years)	0.32	0.87	1.30 ± 1.25	4.87	Tube burrower	0.28	0.56	0.92 ± 1.03	5.42

Table 8. Nested PER-ANOVA results testing for the effect of Habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn, mixed sediment, mixed tidal flat, sand; n=60) and Segment nested in Habitat factor (random with 4 segments per habitat) on mean species and functional diversity metrics: functional richness and functional dispersion. To meet assumptions, PER-ANOVAs were permuted (9999). Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in **bold**

	Variables	Source	df	MS	F	<i>p</i>
Density	Functional richness	Habitat	5	2421.30	5.79	<b>0.004</b>
		Segment(Habitat)	18	417.61	8.15	<b>&lt;0.001</b>
		Error	336	51.21		
	Functional dispersion	Habitat	5	32.29	5.96	<b>0.002</b>
		Segment(Habitat)	18	5.41	2.39	<b>0.001</b>
		Error	336	2.25		
Biomass	Functional richness	Habitat	5	2.76E+18	3.29	<b>0.031</b>
		Segment(Habitat)	18	8.38E+17	2.12	<b>0.005</b>
		Error	333	3.94E+17		
	Functional dispersion	Habitat	5	21.84	3.16	<b>0.026</b>
		Segment(Habitat)	18	6.92	2.13	<b>0.005</b>
		Error	333	3.24		

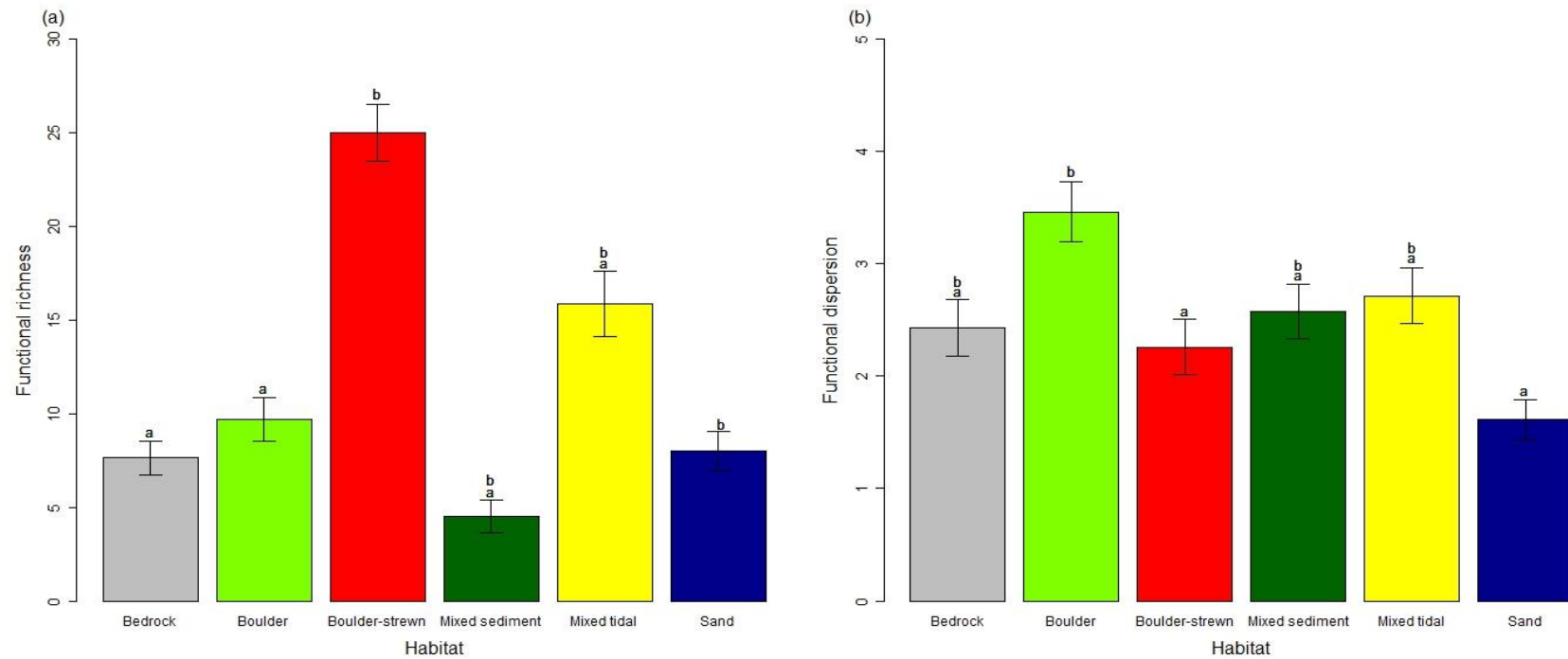


Figure 9. Mean ( $\pm$  SE) functional diversity metrics for the six habitat classes (n=60) on biomass data. (a) Functional richness; (b) functional dispersion. Different letters (a-b) above bars indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) based on pairwise comparisons (see Table 7)

## 2.6 DISCUSSION

In this project, coastal benthic communities and associated habitats were characterized by looking at community characteristics and composition. Based on validation of the videographic classification developed by Wynja et al., (2015), we found that there is generally good support for existing habitat classifications based on species composition and functional traits. We also observed that functional diversity was important for further defining habitats. In this context, using a multi-pronged approach integrating both species composition and functional trait information provides a more comprehensive description of habitat differences. And although habitats could generally be distinguished based on species and functional trait composition, some habitats were more difficult to distinguish; this was mainly due to intra-habitat variability, e.g., where similar habitat types were situated in areas of differing salinity. Our findings indicate that with some modifications, the eSPACE classification approach can be an effective approach for prioritizing habitats in situations of an oil spill or in other coastal assessments. These findings are applicable and could be expanded to habitats across the Arctic to facilitate characterization of kilometres of hard to access Arctic intertidal regions.

This present study of communities associated with intertidal habitats in Churchill is essential in improving the comprehension of intertidal habitats in the Arctic. There have been a limited number of studies looking at intertidal benthic communities in the Arctic. Of those limited studies, some have looked at human impacts on benthic communities (Krumhansl et al., 2015; 2016) or the effects of natural disturbances on benthic intertidal communities (Churchwell et al., 2016) and a recent study looked at the abiotic/biological interactions of intertidal and subtidal benthic communities in the Arctic (Blanchard et al., 2017).

### *Classification validation*

The main goal of this study was to validate if the eSPACE habitat classification approach could be used to predict composition and characteristics of biological communities. Results showed that community composition based on presence-absence was a strong



indicator of differences among habitats. Other studies in the marine realm have also found that taxonomic composition was a great predictor of marine habitats (e.g. Belanger et al., 2012) as species composition provides information on the environment and is needed to predict changes in communities (Underwood et al., 1994; Philippi and al., 1998). Mixed tidal flat and Sand were the only habitats that were not significantly different based on species composition. The absence of differences between those two habitats suggests that they could possibly be combined in the eSPACE classification scheme.

We also analyzed the role of specific species and found that some species could be useful in assessing difference between habitats. This is not surprising given the strong linkage of benthic organisms with particular substrates which has been known and generally accepted for many years (ex. Snelgrove and Butman, 1994; Cruz Motta et al., 2003; Beaman and Harris, 2007). In our study habitats, we found that gastropod *L. saxatilis* and amphipod *Gammarus setosus* were dominant in Bedrock similar to findings of Weslawski and Szymeltenig (1999) who found *L. saxatilis*, *Gammarus setosus* as well as *S. balanoides*. The Boulder habitat in our study also had a high presence of *L. saxatilis*, as well as *Mytilus* sp. and *Gammarus oceanicus*. In contrast the Boulder-strewn habitat was dominated by limpets *Testudinalia testudinalis* as well as the polychaetes *Capitella capitata* and *Ophelia* sp. . This habitat was also colonized by the highest biomass of *Fucoid* macroalgae which can often be found on exposed bedrock (Dale et al., 1989). Algae frequently serve as habitat to the gastropod *L. saxatilis*, limpet *T. testudinalis*, bivalve *Crenella faba*, amphipods and polychaetes (Dale et al., 1989). The Mixed tidal flat and Sand habitats in our study were very similar in species composition with each other. In those two habitats, a higher presence of the bivalve *Macoma balthica* and spionid polychaetes than in all other habitats. These habitats were both very similar to mudflats described by Dale et al. (1989) as being composed of gravelly muddy sand substrates. They found these to be similarly composed mainly of deposit feeders such as spionids and *Macoma balthica*, in addition to *Priapulus* sp. They also described Sandflats, which are composed of gravelly sand, to be mainly composed of suspension feeders such as sabellids, *Mya truncata* and *Hiatella arctica*. We did not find those species specific to sandflats but many of the mudflats species were present in Mixed

tidal flat and Sand habitats making these habitats appear more similar to mudflats with respect to species composition. Weslawski and Szymeltenig (1999) found that tidal flats were composed mostly of polychaetes but also of opportunistic seasonal and ephemeral species. Studies show that Arctic assemblages are generally more disturbed compared to similar environments in the South because of wind and ice scouring. This might explain the dominance of short-lived species with opportunistic life histories in Arctic coastal environments (Kukliński and Barnes, 2008).

Several species were commonly found across all of our habitat types. These mainly included opportunistic species such as the gastropod *Littorina saxatilis*, barnacle *Semibalanus balanoides*, gammarid amphipods and fucoid macroalgae which are commonly found in the intertidal zone of Arctic regions (Dale et al., 1989; Blanchard et al., 2017). An exception was the barnacle *S. balanoides* which is commonly found in the Arctic but was not observed at any of our sampled sites. In addition, there was a variety of species associated with specific habitat types.

As hypothesized, functional traits composition varied according to habitat types. Several traits which could be useful in the differentiation of habitats were found. Response traits which characterize species performance in the environment can help explain why a community is found in certain habitat and not in others (Beauchard, 2017). Trait modalities associated with feeding such as *surface/deposit feeders*, suspension/filter feeders and dissolved matter consumers were associated with different habitats. These traits can explain the methods of food acquisition that are preferred according to habitat classes. Intermediate robustness was found to help differentiate Boulder and Bedrock from the other habitats. Structural robustness is also a response trait which can explain sensitivity of organisms to physical damage. Robustness would likely be necessary in bare rocky habitats where the waves can crush organisms between rocks. Reproductive technique traits such as broadcast spawning found in Boulder and asexual reproduction found in Mixed sediment explain, respectively, dispersal ability and demographic resilience under stress. The modality of

having a lifespan of > 5 years explaining dissimilarity of Boulder with Bedrock can reflect reproductive success for a longer period of time.

Effect traits can also describe the actions of organisms on their environment and have specific functions in the ecosystem (Beauchard, 2017). Algae, which were described with the traits modalities *habitat forming* and *photoautotroph* can create niches, refuges and nurseries and they provide biogeochemical requirements. The burrower or diffusive/active burrower modalities which explained dissimilarities between Boulder-strewn and Mixed sediment habitats, respectively also have similar habitat creation effects on the environment and provide ecosystem functions such as sediment oxygenation and redistribution of organic matter which is essential for the well-being of other organisms (Queirós et al., 2013).

#### *Functional diversity*

The habitats with highest functional diversity were based on two indices which are functional richness and functional dispersion. The Boulder-strewn tidal flat followed by Mixed tidal flat had the highest functional richness while Boulder and Mixed tidal flat had the highest functional dispersion. Higher functional diversity might give us an idea of the potential resistance to disturbances and resilience of communities since this is used as an indicator of ecosystem functions and may help in detecting the impact of perturbations or the effect of environmental pressures on community structure (Villéger et al., 2008; Beauchard et al., 2017; Mouillot et al., 2013). A higher functional diversity in those habitats might be explained by the complexity in structures and diversity of settlement space available (Lapointe and Bourget, 1999; Chapman, 2003; Gingold et al., 2010; Smith et al., 2014; de Juan et al., 2015; Carvalho et al., 2017).

#### *Multi-pronged approach*

The use of biological community composition alone provides interesting information on how species are distributed according to the classified habitats. Traditional indices of diversity can aid in distinguishing habitats based on the species present. However, we do not know the effect of the number and type of species on function of different ecosystems

(Hodapp, 2014). Using functional trait composition, we were able to confirm differences between studied habitats. Utilizing a combination of community composition and trait function information is more powerful and more fully encompasses the complexity of ecosystems (Tilman et al., 1997) as demonstrated in the present study.

#### *Community characteristics and intra-habitat variability*

While we found that presence/absence of species or functional traits was the most helpful in differentiating habitats. Other analyses of community characteristics (density, biomass, Shannon-Wiener's diversity, Pielou's evenness, richness or taxonomic distinctness) and biological and functional composition based on density and biomass were able of partly distinguishing differences among habitat classes for both algae and invertebrates. While the classification of habitats by Wynja et al. (2015) could not be used to distinguish differences for all habitats using those community characteristics. These variables could also potentially be used in differentiation of habitat classes if used all together.

Also, in addition to differences among habitat classes there was also an effect of the segments for most of the characteristics that were tested, suggesting that more fine scale intra habitat variability is important. Multiple factors might be responsible for this variability between segments of a habitat. Through comparison of sites in the estuary of Churchill River and sites in marine Hudson Bay, we found our indicators of high vs. low salinity to be an important factor affecting species composition. Salinity is commonly found as a factor that can be responsible for differences among communities in varying environments (Metzeling, 1993; Cusson et al., 2007; Witman et al., 2008; Szöcs et al., 2012; Blanchet et al., 2014; Blanchard et al., 2017; Rodrigues et al., 2016). It is hypothesized that communities may stay in a state of intermediate succession where there is strong variation in salinity such as intertidal habitats in estuaries (Ritter et al., 2005) and it has also been suggested that subdivision of habitats according to salinity could help in the assessment of ecological status for benthic communities (de Paz, 2008). Salinity differences might explain the intra habitat variability found mainly in Mixed sediment and Mixed tidal flat habitats of our study, which had segments in both marine Hudson Bay and the estuary of Churchill River. For other

habitats such as Boulder, Bedrock and Sand, physical or biological processes causing patchiness at smaller scales may be responsible for intra-habitat variability (Underwood and Chapman, 1996). Fraschetti et al. (2005) demonstrated there can be large variations at small scales and suggested that it is a property of coastal benthic assemblages influenced by complex physical and biological processes such as food supply, productivity, organic detritus, current patterns, wave forces and others. While small-scale processes are important in the explanation of intra-habitat variability, our results indicate that there was more variations between habitats than between different segments of a habitat class. Meaning that different habitats could be influenced by different expressions of those processes.

## **2.7 CONCLUSION**

The eSPACE project classification approach can aid in the prioritizing of habitats in the situation of an oil spill or other coastal assessments. We provide perspectives on how to take this study of habitat classification and go further into biological and functional assessment of habitats so it can be applied to management and decision-making.

We propose to expand the validation of the classification to other locations in the Arctic because this classification was done in multiple places in the Arctic. We chose Churchill because it is most active port in the Arctic (prior to its closure in 2016) but it has habitats that are typical of the subarctic region. It would be interesting to validate if the biological communities in Churchill are similar to those found in the same habitats elsewhere in the Arctic. Also, we suggest future studies could extend the number of habitats that are validated. We investigated six habitats from a classification of 25 habitats and some of these habitats might only be found in specific environmental conditions.

Going further, it would be interesting to also look at the productivity of coastal habitats. Productivity is a good indicator of marine ecosystem functioning (Boyer et al., 2009). Secondary production seems to differ according to the type of marine environment (Tumbiolo and Downing, 1994; Cusson and Bourget, 2005) so it might be an interesting indicator to use in the biological validation of habitats.

The use of a classification of Canadian Arctic's shorelines as an indicator of communities biological and functional composition would be suitable if the validation could be broadened to include habitats across the Arctic. Management needs on coastal habitats in the Arctic could be enhanced in the future if there is an increase in development in relation to increase shipping and mining due to climate change. The use of habitats as indicators of community characteristics would therefore facilitate characterization of thousands of kilometres of hard to access Arctic intertidal regions.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans ce projet, les communautés benthiques côtières et les habitats qui y sont associés ont été caractérisés. La validation de la classification vidéographique développée par Wynja et al. (2015) a démontré qu'il était possible d'utiliser cette classification pour prédire la composition en espèces et en traits fonctionnels dans le cadre d'une approche visant à utiliser les habitats comme indicateurs des communautés intertidales. Il a également été démontré que l'utilisation de la diversité fonctionnelle était importante afin de mieux définir les habitats. Dans ce contexte, l'utilisation d'une approche intégrant autant la composition en espèces que l'information sur les traits fonctionnels permettait une description plus complète des différences entre les habitats. De plus, bien que les habitats puissent généralement être distingués en se basant sur la composition des espèces et des traits fonctionnels, certains habitats étaient plus difficiles à différencier; ce qui était dû à une variabilité intrahabitat, par exemple, lorsque des habitats d'une même classe étaient situés dans des zones de salinité distincte. Nos résultats indiquent qu'avec quelques modifications, la classification du projet eSPACE pourrait être une approche efficace afin de mieux comprendre les différentes classes d'habitats et ainsi favoriser une meilleure gestion de l'évaluation des habitats côtiers. Ces résultats pourraient être applicables et étendus à des habitats à travers l'Arctique canadien afin de faciliter la caractérisation de plusieurs kilomètres de régions intertidales en Arctique qui peuvent être difficile à atteindre.

L'étude présentée dans le cadre de cette maîtrise vise à trouver des moyens plus efficaces de cibler des zones côtières difficiles d'accès dans l'Arctique canadien. Car l'Arctique est une région où la caractérisation individuelle de toutes les régions côtières serait très coûteuse en raison de leur éloignement et du faible niveau de développement. Bien qu'il y ait eu un nombre limité d'études s'intéressant aux communautés benthiques dans la zone intertidale dans l'Arctique, certaines études ont étudié l'impact anthropique sur les communautés benthiques (Krumhansl et al., 2015; 2016) ou les effets des perturbations naturelles sur les communautés benthiques intertidales (Churchwell et al., 2016) et une étude récente a étudié les interactions abiotiques et biologiques des communautés benthiques

intertidales et subtidales dans l'Arctique (Blanchard et al., 2017). Aucune des études répertoriées ne visait à identifier le lien entre les communautés benthiques côtières et leur habitat. Cette étude portant sur les communautés associées aux habitats intertidaux dans la région de Churchill présente une avancée importante visant à améliorer la compréhension des communautés intertidales en Arctique afin de les gérer plus efficacement.

### *Validation de la classification*

L'objectif principal de cette étude était de valider que la classification des habitats du projet eSPACE pouvait être utilisée afin de prédire la composition et les caractéristiques des communautés biologiques. Les résultats montrent que la composition des communautés permettait de différencier les habitats en se basant sur la présence/absence. Seuls les habitats *Mixed tidal flat* et *Sand* n'étaient pas tout à fait différents en se basant sur la composition en espèces. Ces habitats pourraient donc potentiellement être combinés dans la classification des habitats de Wynja et al. (2015) en se basant uniquement sur la composition en espèces.

Le rôle spécifique des espèces présentes dans chaque habitat a été analysé et il a été démontré que certaines espèces étaient utiles à l'évaluation des différences entre les habitats. Ceci n'est pas surprenant en considérant les liens unissant les organismes benthiques avec les caractéristiques physiques (ex. Snelgrove et Butman, 1994; Motta et al., 2003; Beaman et Harris, 2007). Parmi les habitats étudiés, il a été observé que le gastéropode *L. saxatilis* et *Gammarus setosus* étaient dominant dans le *Bedrock*, ce résultat a également été observé par Weslawski et Szymeltenig (1999). Ils ont également observé *L. saxatilis*, *G. setosus* en plus de *S. balanoides* dans les habitats rocheux. L'habitat *Boulder* qui a été échantillonné dans le cadre de notre étude avait également une présence importante de *L. saxatilis*, mais également *Mytilus* sp. et *Gammarus oceanicus*. *Mytilus* sp. est généralement observé dans des habitats intertidaux rocheux (Dayton, 1971; Menge et al., 1997; O'Connor et al., 2011; Coutinho et al., 2016). Dans le cas de *Boulder-strewn*, il était dominé par la patelle *Testudinalia testudinalis* ainsi que les polychètes *Capitella capitata* et *Ophelia* sp. Cet habitat était



également colonisé par la biomasse la plus élevée de macroalgues du genre *Fucus* qui sont généralement trouvées dans les environnements rocheux exposés (Dale et al., 1989). Les algues peuvent servir d'habitat pour le gastéropode *L. saxatilis*, la patelle *T. testudinalis*, le bivalve *Crenella faba*, les amphipodes et les polychètes. Les habitats *Mixed tidal flat* et *Sand* échantillonnés dans cette étude étaient très similaires en ce qui concerne leur composition en espèces et tous deux étaient composées du bivalve *Macoma balthica* et les polychètes spionidés. Puisque les termes utilisés pour décrire les habitats dans la classification du projet eSPACE ne sont pas des termes utilisés pour décrire les habitats écologiques, il n'existe pas de comparatifs quant à la composition de ces habitats. Toutefois, *Mixed tidal flat* et *Sand* étaient comparables aux *Mudflats* décrits par Dale et al. (1989) sont composés de sable graveleux et vaseux. Similairement à nos observations, ils ont recensé dans cet habitat des dépositivores tels que les spionidés et *Macoma balthica* en plus de *Priapulus* sp. Ils décrivent également les *sandflats* qui sont composés de sable graveleux et qui seraient composés de suspensivores tels que des sabellidés, *Mya truncata* et *Hiatella arctica*. Dans le cadre de notre étude, les espèces spécifiques aux *sandflats* n'ont pas été observées tandis que plusieurs espèces présentes dans les *mudflats* ont été trouvées dans *Mixed tidal flat* et *Sand*, ce qui rapproche ces habitats aux *mudflats* décrites dans la littérature. Weslawski et Szymeltenig (1999) ont trouvés que les *tidal flats* étaient composés majoritairement de polychètes, mais également d'espèces saisonnières et éphémères opportunistes. Les études montrent que les assemblages de l'Arctique sont généralement plus perturbés que des environnements semblables en régions tempérées en raison du vent et de l'affouillement glaciaire. Ce qui pourrait expliquer la dominance des espèces ayant une courte durée de vie et un cycle de vie opportuniste dans les environnements côtiers de l'Arctique (Kukliński and Barnes, 2008).

Plusieurs espèces ont été répertoriées dans tous les types d'habitats. Ces espèces étaient majoritairement des espèces opportunistes telles que le gastéropode *Littorina saxatilis*, le cirripède *Semibalanus balanoides*, les amphipodes gammaridés et les macroalgues du genre *Fucus* qui sont généralement trouvées dans les zones intertidales des régions de l'Arctique (Dale et al., 1989; Blanchard et al., 2017). À l'exception du cirripède *S. balanoides* qui est fréquemment observé en Arctique, mais qui n'a été vu dans aucun des

sites échantillonnés. De plus, il y avait un large éventail d'espèces associées à un type spécifique d'habitat.

Comme émis dans nos hypothèses, la composition des traits fonctionnels variait en fonction du type d'habitat. Certains traits pouvaient expliquer les différences entre les habitats. D'abord, les traits réponses qui sont des traits permettant de caractériser les performances des espèces dans l'environnement peuvent ainsi expliquer pourquoi une communauté est observée dans certains habitats et non dans d'autres (Beauchard, 2017). Les catégories de traits telles que le mode alimentaire (dépositivore, suspensivore, consommateurs de matière dissoute) étaient associées à différents habitats. Ce trait explique l'acquisition de nourriture qui est favorisée dans certains habitats. La robustesse intermédiaire expliquait la différence de *Boulder* et *Bedrock* avec les autres habitats. La robustesse structurelle est également un trait réponse qui explique la sensibilité des organismes face aux dommages physiques. Ce trait peut être utile dans les environnements rocheux nus où les organismes peuvent être fracassés par les vagues. Le trait fonctionnel *technique reproductive* comportant les modalités telles que la ponte par propagation observée chez certains organismes dans l'habitat *Boulder* ou la reproduction asexuelle observée dans l'habitat *Mixed sediment* et ils expliquent, de façon respective, la capacité de dispersion et la résilience démographique dans des conditions difficiles. La sous-catégorie > 5 ans du trait *durée de vie* expliquait la dissimilarité entre les habitats *Boulder* et *Bedrock* et reflétait la stratégie reproductive dans le temps.

Les traits d'effets peuvent décrire l'action des organismes sur leur environnement. Ces traits ont une fonction spécifique sur l'écosystème (Beauchard, 2017). Dans le cas des algues, les sous-catégories de traits *formation d'habitat* et *photoautotrophes* sont des traits qui permettent aux organismes qui les portent de créer des niches, des refuges et des zones de couves en plus d'avoir des capacités biogéochimiques sur l'environnement. Les sous-catégories *fouisseur* et *fouisseur actif/diffusif* pouvaient respectivement expliquer des dissimilarités des habitats *Boulder-strewn* et *Mixed sediment* avec les autres habitats et pourraient avoir des capacités de création d'habitats en plus d'avoir pour fonction

l'oxygénation des sédiments et la redistribution de la matière organique, ce qui est essentiel à la survie d'autres espèces (Queirós et al., 2013).

### *Diversité fonctionnelle*

La plus haute diversité fonctionnelle était déterminée à l'aide des indices de diversité fonctionnelle qui sont la richesse fonctionnelle et la dispersion fonctionnelle. La richesse fonctionnelle la plus élevée était observée dans les habitats *Boulder-strewn tidal flat* et *Mixed tidal flat* tandis que la dispersion fonctionnelle la plus élevée était observée dans les habitats *Boulder* et *Mixed tidal flat*. Une diversité fonctionnelle plus élevée pourrait nous donner une meilleure idée du potentiel de résistance aux perturbations et de la résilience des communautés puisque la diversité fonctionnelle est un indicateur des fonctions de l'écosystème permettant la détection de l'impact aux perturbations ou de l'effet des pressions environnementales sur la structure des communautés (Villéger et al., 2008; Beauchard et al., 2017; Mouillot et al., 2013). Une diversité fonctionnelle plus élevée dans ces habitats pourrait expliquer la complexité des structures et la diversité d'espace disponible pour s'y installer (Lapointe and Bourget, 1999; Chapman, 2003; Gingold et al., 2010; Smith et al., 2014; de Juan et al., 2015; Carvalho et al., 2017).

### *Approche multi-indicateurs*

L'utilisation de la composition biologique des communautés, utilisée seule, fournit de l'information intéressante sur la distribution des espèces en fonction des habitats. Les indices traditionnels de diversité peuvent aider à évaluer la différence entre les habitats en se basant sur les espèces présentes. Cependant, nous ne connaissons pas l'impact exact du nombre d'espèces sur différents écosystèmes (Hodapp, 2014). En utilisant la composition des traits fonctionnels, nous avons donc été en mesure de différencier les habitats, justifiant ainsi l'intérêt d'ajouter les analyses de diversité fonctionnelle afin de produire une évaluation plus complète des habitats. Cette combinaison de l'utilisation de la composition biologique et des traits fonctionnels est plus puissante et englobe de façon plus complète la complexité des écosystèmes (Tilman et al., 1997).

### *Les caractéristiques des communautés et la variabilité intrahabitat*

Alors qu'il était possible de différencier les habitats à partir de la présence/absence d'espèces ou de traits fonctionnels, les autres analyses des caractéristiques des communautés (densité, biomasse, diversité de Shannon-Wiener, équitabilité de Pielou, richesse et distinction taxonomique) ainsi que sur la composition en espèce basée sur les mesures de densité et de biomasse avaient une utilité limitée dans la distinction des classes d'habitats autant pour les algues que pour les invertébrés. Ainsi, la classification des habitats du projet eSPACE ne peut être utilisée pour distinguer ces caractéristiques des communautés.

En plus des différences entre les classes d'habitat, il y avait également un effet des segments pour la plupart de caractéristiques testées, ce qui suggère que la variabilité intrahabitat était importante. Plusieurs facteurs pourraient être responsables de cette variabilité entre différents segments d'un même habitat. Suite à une comparaison des sites situés dans l'estuaire de la rivière Churchill et des sites situés dans la baie d'Hudson, les résultats montrent que la salinité qualitative pourrait être un facteur important responsable de la composition en espèces. La salinité est un facteur généralement associé à des différences entre les communautés, et ce, dans des environnements variés (Metzeling, 1993; Cusson et al., 2007; Witman et al., 2008; Szöcs et al., 2012; Blanchet et al., 2014; Blanchard et al., 2017; Rodrigues et al., 2016). Lorsqu'il y a d'importantes variations de salinité comme l'on peut trouver dans des habitats intertidaux d'un estuaire, l'hypothèse que les communautés pourraient demeurer dans un stade de succession intermédiaire a été émise (Ritter et al., 2005). Il est également suggéré dans la documentation scientifique que la division des habitats en fonction de la salinité pouvait aider à l'évaluation d'un statut écologique chez les communautés benthiques (de Paz, 2008). Ceci pourrait expliquer la variabilité intrahabitat observée dans les habitats *Mixed sediment* et *Mixed tidal flat* qui avaient tous deux des segments à la fois dans la baie d'Hudson et dans la rivière Churchill. Dans le cas des autres habitats, des processus biologiques ou physiques qui causent des irrégularités à petite échelle pourraient être responsables de la variabilité intrahabitat (Underwood et Chapman, 1996). De plus, Fraschetti et al. (2005) ont démontrés que d'importantes variations pouvaient être

observées à petite échelle et suggéraient que ces variations étaient expliquées par des propriétés des assemblages benthiques côtiers influencés par des processus biologiques et physiques complexes tels que l’approvisionnement en nourriture, la productivité, les déchets organiques, les courants, l’intensité des vagues et autres. Bien que les processus observés à petite échelle soient importants afin d’expliquer la variabilité intra-habitat, nos résultats indiquent qu’il y avait davantage de variations entre les habitats qu’entre les différents segments d’une classe d’habitat. Ainsi, des habitats différents pourraient être influencés par l’expression différentielle de ces processus.

### *Conclusion*

La classification développée par le projet eSPACE peut être utilisée afin de prioriser des habitats lors d’un déversement de pétrole ou pour d’autres évaluations en milieu côtier. Nous proposons quelques ajustements afin d’utiliser cette étude qui porte sur la validation de la classification des habitats et afin d’aller plus loin dans l’évaluation biologique et fonctionnelle des habitats dans le but de l’appliquer à la gestion et à la prise de décision.

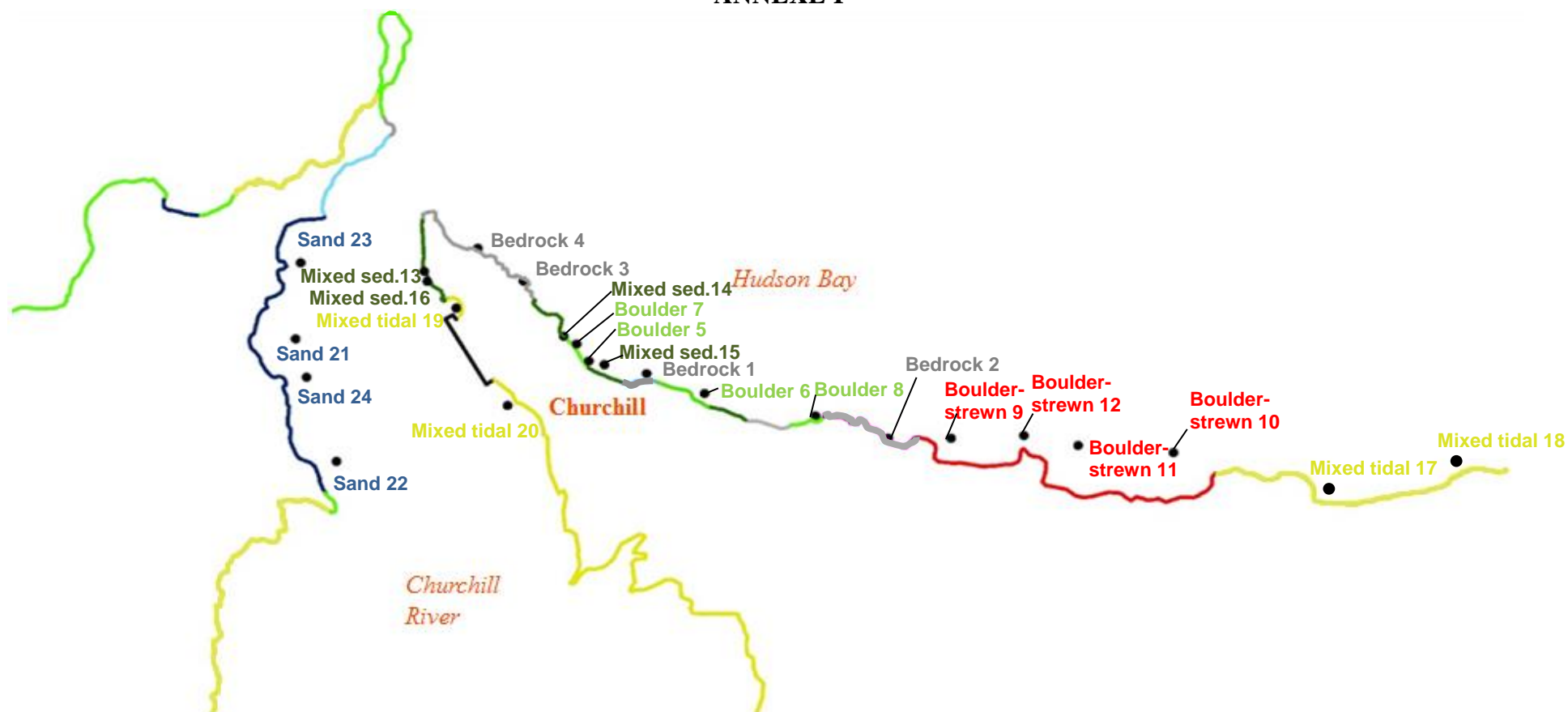
Premièrement, nous proposons d’augmenter la zone où la classification est validée. Cette classification a été réalisée pour plusieurs régions de l’Arctique canadien et nous avons choisi la région de Churchill puisque c’est le port le plus actif de l’Arctique (avant sa fermeture en 2016). Cependant, les habitats qui y sont représentés pourraient être typiques de la zone subarctique et il serait intéressant de valider que les communautés trouvées à Churchill sont similaires à celles observées ailleurs en Arctique. De plus, nous proposons d’augmenter le nombre d’habitats qui sont validés. Nous avons validé six habitats alors que la classification comporte 25 habitats, dont certains qui pourraient être observés dans des conditions environnementales très spécifiques.

Il serait également intéressant d’étudier la productivité des habitats côtiers comme potentiel indicateur du fonctionnement des écosystèmes marins (Boyer et al., 2009). La production secondaire semble pouvoir différer selon différents environnements marins (Tumbiolo et Downing, 1994; Cusson et Bourget, 2005), ce qui ferait de la production

secondaire un indicateur intéressant afin de valider biologiquement les habitats. De plus, la production est quantitative et pourrait permettre d'attribuer une valeur monétaire à différents habitats. Ceci faciliterait la prise de décision lorsque, par exemple, on doit choisir de prioriser la décontamination d'un habitat lors de déversement de pétrole.

L'application de cette méthode qui vise à utiliser une classification des traits de côtes de l'Arctique canadien en tant qu'indicateur de la composition biologique et fonctionnelle des communautés pourrait être réalisée si la classification était validée dans tous les habitats de l'Arctique. Les besoins pour la gestion des habitats côtiers en Arctique pourraient augmenter en cas d'augmentation du développement lié à l'augmentation du transport maritime et du développement minier causé par les changements climatiques. L'utilisation des habitats comme indicateurs des caractéristiques des communautés permettrait alors de faciliter la caractérisation de milliers de kilomètres de zones intertidales difficiles d'accès.

## ANNEXE I



Map of the eSPACE project classified coastal habitats. Each colour represents a different habitat (blue: Sand, red: Boulder-strewn tidal flat, light green: Boulder, dark green: Mixed sediment, yellow: Mixed tidal flat, grey: Bedrock). Segments were numbered from 1 to 24 to differentiate different segments of a similar habitat

## ANNEXE II

Body size trait modalities and references or online resources consulted for each species.  
S=small, M=medium, L=large

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Alcyonidium</i> sp.	L		Biotic
<i>Ulva lactuca</i>	L		Sealife base; WoRMS
<i>Arenicola marina</i>	S		Biotic
<i>Balanus crenatus</i>	S		Sealife base; Biotic; WoRMS
<i>Boltenia echinata</i>	S		Sealife base; WoRMS
<i>Calliopijs laeviusculus</i>	S		Sealife base; WoRMS
<i>Capitella capitata</i>	ML		Sealife base; WoRMS
Capitellidae	ML		TraitBank; Polytraits; WoRMS
<i>Chaetozone</i> sp.	SM	(Pocklington 1989)	TraitBank; Polytraits; WoRMS
<i>Cistenides granulata</i>	SML	(Holthe 1986; Pocklington 1989)	
<i>Crenella faba</i>	ML	(Coan 2000)	TraitBank; Sealife base; Polytraits
<i>Diastylis rathkei</i>	SM		Sealife base; WoRMS
<i>Eteone</i> sp.	ML		Biotic; WoRMS
<i>Eunoe</i> sp.	ML		Biotic; WoRMS
<i>Eunice pennata</i>	ML	(Pettibone 1963)	
<i>Fucus distichus distichus</i>	ML		Biotic; WoRMS
<i>Fucus distichus evanescens</i>	ML		WoRMS
<i>Fucus</i> sp.	ML		WoRMS
<i>Gammaracanthus loricatus</i>	ML	(Lomakina 1952)	
Gammaridae	SM	(Steele and Steele 1975)	WoRMS
<i>Gammarus oceanicus</i>	SM	(Steele and Steele 1975)	WoRMS



Species	Modalities	References	Online resources
<i>Gammarus setosus</i>	S	(Steele and Steele 1970; Steele and Steele 1975)	
<i>Gammarus</i> sp.	SM	(Steele and Steele 1975)	
Gastéropode juvénile	S	(Abbott 1981; Abbott and Morris 1995)	
<i>Glycera alba</i>	ML	(Fauvel 1923)	TraitBank; Sealife base; Polytraits; WoRMS
Goniadidae	SML	(Pettibone 1963)	Biotic
<i>Haliclystus</i> sp.	ML		Sealife base; WoRMS
<i>Harmothoe</i> sp.	ML		Biotic; WoRMS
<i>Jaera</i> sp.	S	(Steele and Steele 1971; Veuille 1976)	
<i>Littorina saxatilis</i>	S	(Chabot and Rossignol 2003)	TraitBank; WoRMS; Sealife base
<i>Littorina</i> sp.	S	(Chabot and Rossignol 2003)	
<i>Macoma balthica</i>	SM	(Bernard 1979; Lubinsky 1980)	TraitBank; Sealife base; WoRMS; Biotic
<i>Macoma</i> sp.	ML		TraitBank
<i>Margarites helycinus</i>	S		TraitBank; Sealife base; WoRMS; Biotic
<i>Margarites</i> sp.	S		TraitBank
<i>Modiolula phaseolina</i>	S		Biotic
<i>Monoculodes</i> sp.	S	(Bousfield 1973)	
<i>Mya</i> sp.	ML	(Bernard 1979; Coan 2000)	
<i>Mystides borealis</i>	ML	(Fauvel 1923; Pettibone 1963)	
<i>Mytilus</i> sp.	L	(Coan 2000)	
Nématode	S	(Chitwood 1951)	
Oligochète	SML	(Giere and Pfannkuche 1982)	
<i>Onisimus litoralis</i>	S	(Nygard et al. 2010)	
<i>Ophelia limacina</i>	M		Biotic; WoRMS
<i>Ophelia</i> sp.	M		Biotic; WoRMS
Ophelidae	M		TraitBank; WoRMS
Pectinaridae	L		TraitBank; Polytraits; WoRMS

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Bivalve</i>	SML	(Coan 2000)	
<i>Pholoë minuta</i>	S		Biotic; WoRMS
<i>Pholoë</i> sp.	S		Biotic; WoRMS
<i>Pholoidae</i>	S	(Pocklington 1989; Pettibone 1992)	
<i>Phyllodoce maculata</i>	ML		Biotic; WoRMS
Phyllodocidae	ML		TraitBank; Polytraits; WoRMS
<i>Priapulus caudatus</i>	ML	(Hayward and Ryland 1990)	
<i>Spio filicornis</i>	SM		TraitBank; Biotic; Polytraits; WoRMS; Sealife base
<i>Spio goniocephala</i>	S	(Pocklington 1989)	
Spionidae	S	(Radashevsky 2012)	
<i>Testudinalia testudinalis</i>	M	(MacPherson 1971)	Sealife base

Trophic mode trait modalities and references or online resources consulted for each species. Photo=photoautotroph, SF=suspension/filter feeder, SG=scrapper/grazer, Scav=Scavenger, SD=surface/deposit feeder, SSD=subsurface/deposit feeder, CO=carnivore/omnivore, DM=dissolved/matter/symbionts

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Alcyonidium</i> sp.	SF		Biotic
Unknown algae	Photo		
Diatoms	Photo		
Rhodophyta	Photo		
<i>Ulva lactuca</i>	Photo		
<i>Arenicola marina</i>	SD		TraitBank; Polytraits
<i>Balanus crenatus</i>	SF		Biotic
<i>Boltenia echinata</i>	SF		WoRMS
<i>Calliopius laeviusculus</i>	SG. Scav. CO	(Dagg 1976)	Sealife base
<i>Capitella capitata</i>	SD.SSD	(Pocklington 1989)	Biotic
Capitellidae	SD	(Pocklington 1989)	TraitBank; Polytraits
<i>Chaetozone</i> sp.	SD	(Jumars and Fauchald 1977)	

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Cistenides granulata</i>	SD	(Pocklington 1989)	
<i>Crenella faba</i>	SF	(Bernard 1979)	
<i>Diastylis rathkei</i>	SF. SG. SD	(Vassilenko 1989)	
<i>Eteone</i> sp.	Scav. CO		Sealife base; Biotic
<i>Eunoe</i> sp.	Scav	(Pocklington 1989)	
<i>Eunice pennata</i>	CO	(Pettibone 1963; Pocklington 1989)	
<i>Fucus distichus distichus</i>	Photo		Biotic
<i>Fucus distichus evanescens</i>	Photo		Biotic
<i>Fucus</i> sp.	Photo		Biotic
<i>Gammaracanthus loricatus</i>	CO	(Bousfield 1989)	
Gammaridae	CO	(Steele and Steele 1975)	
<i>Gammarus oceanicus</i>	CO		Sealife base
<i>Gammarus setosus</i>	CO	(Steele and Steele 1975)	
<i>Gammarus</i> sp.	CO	(Steele and Steele 1975)	
Gastéropode juvénile	SG. SD. CO	(Abbott 1981)	TraitBank
<i>Glycera alba</i>	SD. Scav. CO	(Pocklington 1989)	TraitBank; Sealife base; Polytraits
Goniadidae	CO	(Pocklington 1989)	Biotic
<i>Haliclystus</i> sp.	CO	(Larson 1976)	
<i>Harmothoe</i> sp.	CO		TraitBank; Sealife base; Polytraits
<i>Celleporella hyalina</i>	SF	(Woollacott and Zimmer 1977)	
<i>Jaera</i> sp.	SG. Scav	(Jones 1972)	
<i>Littorina saxatilis</i>	SG	(Chabot and Rossignol 2003)	
<i>Littorina</i> sp.	SG	(Chabot and Rossignol 2003)	
Lysianassidae	CO	(Stebbing 1906)	
<i>Macoma balthica</i>	SF. SD. SSD	(Bernard 1979)	Sealife base; Biotic
<i>Macoma</i> sp.	SF. SD. SSD	(Bernard 1979)	
<i>Margarites helcinus</i>	SG	(Abbott 1981; Abbott and Morris 1995)	
<i>Margarites</i> sp.	SG	(Abbott 1981; Abbott and Morris 1995)	
<i>Modiolula phaseolina</i>	SF		Biotic
<i>Monoculodes</i> sp.	Scav	(Guerra-Garcia et al. 2014)	
<i>Mystides borealis</i>	CO		TraitBank; Polytraits

Species	Modalities	References	Online resources
Nématode	SD.SG.CO	(Chitwood 1951; Heip 1982)	
Oligochète	SF. SG. DM. Scav	(Giere and Pfannkuche 1982)	
<i>Onisimus litoralis</i>	SG. SSD. CO	(Carey and Boudrias 1987; Gradinger and Bluhm 2010; Nygard et al. 2010)	
<i>Ophelia limacina</i>	SD.SSD	(Pocklington 1989)	Biotic
<i>Ophelia</i> sp.	SD.SSD	(Pocklington 1989)	Biotic
Ophelidae	SD.SSD	(Pocklington 1989)	TraitBank; Polytraits
Pectinaridae	SD	(Pocklington 1989)	TraitBank; Polytraits
<i>Bivalve</i>	SF. SD. CO	(Coan 2000)	
<i>Pholoë minuta</i>	Scav. CO		Sealife base; Biotic
<i>Pholoë</i> sp.	CO		Biotic
Pholoidae	CO	(Pocklington 1989)	
<i>Phyllodoce maculata</i>	Scav. CO		Sealife base; Biotic
Phyllodocidae	CO		TraitBank; Polytraits
<i>Priapulus caudatus</i>	CO		Sealife base
<i>Spio filicornis</i>	SF. SD. SSD. Scav		Biotic; TraitBank; Polytraits; Sealife base
<i>Spio goniocephala</i>	SF.SD		TraitBank; Polytraits
<i>Spio</i> sp.	SF.SD		TraitBank; Polytraits
Spionidae	SF.SD		TraitBank; Polytraits
<i>Testudinalia testudinalis</i>	SG	(Chabot and Rossignol 2003; Lord et al. 2011)	

Life habit trait modalities and references or online resources consulted for each species.  
Att=attached/sessile, Tubi=tubicolous/permanent tubes, Burr=burrower, Craw=surface  
crawler, Swim=swimmer

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Alcyonidium</i> sp.	Att		Sealife base; Biotic
Unknown algae	Att		
Diatoms	Att		
Rhodophyta	Att		
<i>Ulva lactuca</i>	Att		Sealife base
<i>Arenicola marina</i>	Burr.Craw.		TraitBank; Polytraits

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Balanus crenatus</i>	Att		Sealife base; Biotic
<i>Boltenia echinata</i>	Att		Sealife base
<i>Calliopius laeviusculus</i>	Swim	(Bousfield 1973)	
<i>Capitella capitata</i>	Burr.Tubi	(Pocklington 1989)	Biotic
Capitellidae	Burr.Tubi	(Pocklington 1989)	TraitBank; Polytraits
<i>Chaetozone</i> sp.	Burr.Tubi	(Pocklington 1989)	
<i>Cistenides granulata</i>	Burr.Tubi	(Fauvel 1923; Pocklington 1989)	
<i>Crenella faba</i>	Att.Craw	(Bernard 1979)	
<i>Diastylis rathkei</i>	Swim.Burr. Craw	(Valentin and Anger 1977; Vassilenko 1989)	
<i>Eteone</i> sp.	Swim.Burr. Craw.	(Pettibone 1963; Pocklington 1989)	TraitBank; Biotic; Polytraits
<i>Eunoe</i> sp.	Craw. Swim	(Pocklington 1989)	
<i>Eunice pennata</i>	Craw. Swim	(Pettibone 1963; Pocklington 1989)	TraitBank; Polytraits
<i>Fucus distichus distichus</i>	Att		Biotic
<i>Fucus distichus evanescens</i>	Att		Biotic
<i>Fucus</i> sp.	Att		Biotic
<i>Gammaracanthus loricatus</i>	Craw. Swim	(Bousfield 1989)	
Gastéropode juvénile	Craw	(Abbott 1981)	
<i>Glycera alba</i>	Swim.Burr	(Pettibone 1963; Pocklington 1989)	TraitBank; Sealife base; Polytraits
Goniadidae	Swim.Burr	(Pettibone 1963)	Biotic
<i>Haliclystus</i> sp.	Att.Swim	(Larson 1976)	Sealife base
<i>Harmothoe</i> sp.	Craw		TraitBank; Polytraits
<i>Celleporella hyalina</i>	Att.Swim	(Woollacott and Zimmer 1977)	
Lysianassidae	Swim	(Bousfield 1973)	
<i>Macoma balthica</i>	Craw.Burr.	(Coan et al. 2000)	Biotic
<i>Macoma</i> sp.	Craw.Burr.	(Coan et al. 2000)	
<i>Margarites helycinus</i>	Craw	(Abbott 1981)	
<i>Margarites</i> sp.	Craw	(Abbott 1981)	
<i>Modiolula phaseolina</i>	Att		Sealife base; Biotic
<i>Monoculodes</i> sp.	Swim.Burr. Craw.	(Bousfield 1973)	
<i>Mya</i> sp.	Craw.Burr.	(Coan et al. 2000)	

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Mytilus</i> sp.	Att	(Queiros et al. 2013)	
Oligochète	Craw. Swim	(Giere and Pfannkuche 1982)	
<i>Onisimus litoralis</i>	Craw. Swim	(Bousfield 1973; Sainte-Marie et al. 1989)	
<i>Ophelia limacina</i>	Swim.Burr.		Biotic
<i>Ophelia</i> sp.	Swim.Burr.		Biotic
Ophelidae	Craw.Burr.		TraitBank; Polytraits
Pectinaridae	Burr.Tubi.	(Pocklington 1989; Jumars and Fauchald 1977)	
<i>Bivalve</i>	Att.Burr. Craw	(Coan et al. 2000)	
<i>Pholoë minuta</i>	Craw	(Pleijel 1983)	Biotic
<i>Pholoë</i> sp.	Craw		Biotic
Pholoidae	Craw	(Pettibone 1992)	
<i>Phyllodoce maculata</i>	Craw. Swim		TraitBank; Polytraits
Phyllodocidae	Craw. Swim	(Pettibone 1963)	TraitBank; Polytraits
<i>Priapulus caudatus</i>	Burr	(Hammond 1970)	
<i>Spio filicornis</i>	Burr.Tubi.		TraitBank; Biotic; Polytraits
<i>Spio</i> sp.	Swim.Tubi	(Fauvel 1923; Pocklington 1989; Radashevsky 2012)	
Spionidae	Swim.Tubi	(Fauvel 1923; Pocklington 1989; Radashevsky 2012)	

Robustness trait modalities and references or online resources consulted for each species.

F=fragile, I=intermediate, R=robust

Species	Modalities	References	Online resources
Alcyonidium sp.	I		Biotic
<i>Ulva lactuca</i>	F		Biotic
<i>Balanus crenatus</i>	R		Biotic
<i>Capitella capitata</i>	I	(Pocklington 1989)	
Capitellidae	I	(Pocklington 1989)	
<i>Chaetozone</i> sp.	I	(Pocklington 1989)	
<i>Eteone</i> sp.	I		Biotic

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Fucus distichus distichus</i>	I		Biotic
<i>Haliclystus</i> sp.	F	(Larson 1976)	
<i>Harmothoe</i> sp.	I		Biotic
<i>Littorina saxatilis</i>	R	(Chabot and Rossignol 2003)	
<i>Littorina</i> sp.	R	(Chabot and Rossignol 2003)	
Lysianassidae	I	(Bousfield 1989)	
<i>Macoma balthica</i>	I		Biotic
<i>Macoma</i> sp.	I		Biotic
<i>Margarites helycinus</i>	F	(Abbott 1981)	
<i>Margarites</i> sp.	F	(Abbott 1981)	
<i>Modiolula phaseolina</i>	I		Biotic
<i>Mytilus</i> sp.	R	(Gosling 1992)	
<i>Ophelia limacina</i>	I		Biotic
<i>Ophelia</i> sp.	I		Biotic
Ophelidae	I		Biotic
<i>Pholoë minuta</i>	I		Biotic
<i>Pholoë</i> sp.	I		Biotic
Pholoidae	I		Biotic
<i>Spio filicornis</i>	F		Biotic
<i>Spio gonioccephala</i>	F	(Pocklington 1989)	
<i>Spio</i> sp.	F	(Pocklington 1989)	
Spionidae	F	(Pocklington 1989)	
<i>Testudinalia testudinalis</i>	F	(Lord et al. 2011)	

Sediment mixing/bioturbation trait modalities and references or online resources consulted for each species. None, Gal=gallery burrower, Dwel=surface dweller, Tb=tube burrower, Diff/diffusive/active burrower

Species	Modalities	References	Online resources
Alcyonidium sp.	None		
<i>Arenicola marina</i>	Diff.Gal	(Pocklington 1989)	
<i>Balanus crenatus</i>	None		
<i>Calliopius laeviusculus</i>	None		
<i>Capitella capitata</i>	Gal.Tb	(Fauvel 1923; Pocklington 1989; Queiros et al. 2013)	Biotic
Capitellidae	Gal.Tb	(Fauvel 1923; Pocklington 1989; Queiros et al. 2013)	Biotic

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Chaetozone</i> sp.	Diff. Dwel. Tb	(Pocklington 1989; Queiros et al. 2013)	
<i>Cistenides granulata</i>	Diff.Tb	(Pocklington 1989; Queiros et al. 2013)	
<i>Crenella faba</i>	None		
<i>Diastylis rathkei</i>	Dwel	(Queiros et al. 2013)	
<i>Eteone</i> sp.	Diff	(Pocklington 1989; Queiros et al. 2013)	TraitBank; Polytraits
<i>Eunoe</i> sp.	Diff	(Queiros et al. 2013)	
<i>Eunice pennata</i>	Diff.Tb	(Pettibone 1963; Pocklington 1989; Queiros et al. 2013)	TraitBank; Polytraits
Gastéropode juvénile	None		
<i>Glycera alba</i>	Diff	(Queiros et al. 2013)	TraitBank; Polytraits
Goniadidae	Diff	(Queiros et al. 2013)	
<i>Haliclystus</i> sp.	None		
<i>Harmothoe</i> sp.	Diff	(Queiros et al. 2013)	TraitBank; Polytraits
<i>Celleporella hyalina</i>	None		
<i>Littorina saxatilis</i>	None		
<i>Littorina</i> sp.	None		
<i>Macoma balthica</i>	Dwel	(Coan 2000; Queiros et al. 2013)	Biotic
<i>Macoma</i> sp.	Dwel	(Queiros et al. 2013)	
<i>Margarites helycinus</i>	None		
<i>Margarites</i> sp.	None		
<i>Modiolula phaseolina</i>	Dwel	(Queiros et al. 2013)	
<i>Monoculodes</i> sp.	Dwel	(Queiros et al. 2013)	
<i>Mya</i> sp.	Dwel	(Queiros et al. 2013)	
<i>Mystides borealis</i>	Diff	(Queiros et al. 2013)	
<i>Mytilus</i> sp.	None	(Queiros et al. 2013)	
Nématode	Dwel	(Queiros et al. 2013)	
Oligochète	Diff	(Queiros et al. 2013)	
<i>Ophelia limacina</i>	Diff	(Queiros et al. 2013)	
<i>Ophelia</i> sp.	Diff	(Queiros et al. 2013)	
Ophelidae	Diff	(Queiros et al. 2013)	
Pectinaridae	Diff.Tb	(Pocklington 1989; Queiros et al. 2013)	
<i>Pholoë minuta</i>	Dwel	(Queiros et al. 2013)	



Species	Modalities	References	Online resources
<i>Pholoë</i> sp.	Dwel	(Queiros et al. 2013)	
<i>Pholoidae</i>	Dwel	(Queiros et al. 2013)	
<i>Phyllodoce maculata</i>	Diff	(Queiros et al. 2013)	
Phyllodocidae	Diff	(Queiros et al. 2013)	
<i>Priapulus caudatus</i>	Diff	(Queiros et al. 2013)	
<i>Spio filicornis</i>	Diff.Tb	(Pocklington 1989; Queiros et al. 2013)	TraitBank; Polytraits
<i>Spio goniocephala</i>	Diff.Tb	(Pocklington 1989; Queiros et al. 2013)	TraitBank; Polytraits
<i>Spio</i> sp.	Tb	(Pocklington 1989; Queiros et al. 2013)	
Spionidae	Tb	(Pocklington 1989; Queiros et al. 2013)	

Lifespan trait modalities and references or online resources consulted for each species.  
 <1=less than a year, 1-5 years, >5=more than 5 years

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Alcyonidium</i> sp.	>5		Biotic
<i>Ulva lactuca</i>	<1		Biotic
<i>Arenicola marina</i>	1-5 years		TraitBank; Sealife base; Polytraits
<i>Balanus crenatus</i>	1-5 years		Biotic
<i>Boltenia echinata</i>	1-5 years	(Giese 2012)	
<i>Calliopius laeviusculus</i>	1-5 years	(Steele and Steele 1973)	
<i>Capitella capitata</i>	1-5 years		Biotic
Capitellidae	1-5 years		TraitBank; Polytraits
<i>Chaetozone</i> sp.	1-5 years		TraitBank; Polytraits
<i>Cistenides granulata</i>	1-5 years		TraitBank; Polytraits
<i>Diastylis rathkei</i>	1-5 years		Biotic
<i>Eteone</i> sp.	1-5 years		Biotic
<i>Eunice pennata</i>	1-5 years		TraitBank; Polytraits
<i>Fucus distichus distichus</i>	1-5 years		Biotic
<i>Fucus distichus evanescens</i>	1-5 years		Biotic
<i>Fucus</i> sp.	1-5 years		Biotic
<i>Gammaracanthus loricatus</i>	1-5 years	(Lomakina 1952)	

Species	Modalities	References	Online resources
Gammaridae	1-5 years	(Steele and Steele 1975)	
<i>Gammarus oceanicus</i>	1-5 years	(Steele and Steele 1971; Steele and Steele 1975)	
<i>Gammarus setosus</i>	1-5 years	(Steele and Steele 1970)	
<i>Gammarus</i> sp.	1-5 years	(Steele and Steele 1970; Steele and Steele 1971; Steele and Steele 1975)	
Gastéropode juvénile	1-5 years ; >5		Biotic
<i>Glycera alba</i>	1-5 years		TraitBank; Polytraits
<i>Haliclystus</i> sp.	<1	(Larson 1976)	
<i>Harmothoe</i> sp.	1-5 years		Biotic
<i>Celleporella hyalina</i>	<1	(Cancino and Hughes 1987)	
<i>Jaera</i> sp.	<1	(Steele and Steele, 1971)	
<i>Littorina saxatilis</i>	1-5 years		Sealife base; Biotic
<i>Littorina</i> sp.	1-5 years		Sealife base; Biotic
<i>Macoma balthica</i>	>5		Sealife base; Biotic
<i>Macoma</i> sp.	>5		Sealife base; Biotic
<i>Margarites helicinus</i>	1-5 years	(Graham 1988)	
<i>Margarites</i> sp.	1-5 years	(Graham 1988)	
<i>Modiolula phaseolina</i>	>5		Biotic
<i>Mya</i> sp.	>5	(Coan 2000)	TraitBank
<i>Mytilus</i> sp.	>5 years	(Gosling 1992; Coan 2000)	
Nématode	<1; 1-5 years	(Heip et al. 1982)	
Oligochète	<1; 1-5 years	(Giere and Pfannkuche 1982)	
<i>Onisimus litoralis</i>	1-5 years	(Nygard et al. 2010)	
<i>Ophelia limacina</i>	>5		Biotic
<i>Ophelia</i> sp.	>5		Biotic
Ophelidae	>5		TraitBank; Polytraits
Pectinaridae	1-5 years		TraitBank; Polytraits
<i>Bivalve</i>	1-5; >5	(Coan 2000)	TraitBank
<i>Pholoë minuta</i>	1-5 years		Biotic
<i>Pholoë</i> sp.	1-5 years		Biotic
Pholoidae	1-5 years		Biotic
<i>Priapulus caudatus</i>	1-5 years	(Shirley 1990)	
<i>Spio filicornis</i>	1-5 years		TraitBank; Polytraits; Biotic
<i>Testudinalia testudinalis</i>	1-5 years		TraitBank

Reproduction frequency trait modalities and references or online resources consulted for each species. Once=once a year, More=more than once a year

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Alcyonidium</i> sp.	Once		Biotic
<i>Arenicola marina</i>	Once		Polytraits
<i>Balanus crenatus</i>	Once		Biotic
<i>Boltenia echinata</i>	Once	(Giese 2012)	
<i>Calliopius laeviusculus</i>	Once	(Bousfield 1973; Steele and Steele 1973)	
<i>Capitella capitata</i>	Once		Biotic
Capitellidae	Once. More		TraitBank; Polytraits
<i>Cistenides granulata</i>	Once	(Pocklington 1989)	
<i>Diastylis rathkei</i>	Once	(Corey, 1981)	
<i>Fucus distichus distichus</i>	Once		Biotic
<i>Fucus distichus evanescens</i>	Once		Biotic
<i>Fucus</i> sp.	Once		Biotic
<i>Gammaracanthus loricatus</i>	Once	(Lomakina 1952)	
<i>Gammarus oceanicus</i>	More	(Steele and Steele 1971)	
<i>Gammarus setosus</i>	Once	(Steele and Steele 1970)	
<i>Glycera alba</i>	Once		TraitBank; Polytraits
<i>Haliclystus</i> sp.	Once	(Larson 1976)	
<i>Harmothoe</i> sp.	Once		TraitBank; Polytraits
<i>Celleporella hyalina</i>	Once. More	(Cancino and Hughes 1987; Ostrovsky 1998)	
<i>Jaera</i> sp.	Once. More	(Steele and Steele 1971)	
<i>Littorina saxatilis</i>	More	(Janson 1987)	
<i>Macoma balthica</i>	Once		Biotic
<i>Macoma</i> sp.	Once		Biotic
<i>Margarites helycinus</i>	Once	(Graham 1988)	
<i>Margarites</i> sp.	Once	(Graham 1988)	
<i>Modiolula phaseolina</i>	Once		Biotic
<i>Monoculodes</i> sp.	Once	(Bousfield 1973)	
<i>Mya</i> sp.	Once	(Bernard 1979; Coan 2000)	
<i>Mystides borealis</i>	Once. More		TraitBank; Polytraits

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Mytilus</i> sp.	Once	(Gosling 1992)	
Nématode	Once. More	(Heip et al. 1982)	
Oligochète	Once. More	(Giere and Pfannkuche 1982)	
<i>Onisimus litoralis</i>	Once	(Nygard et al. 2010)	
Pectinaridae	Once	(Pocklington 1989)	
<i>Bivalve</i>	Once	(Bernard 1979; Coan 2000)	
<i>Phyllodoce maculata</i>	Once. More	(Pettibone 1963)	TraitBank; Polytraits
Phyllodocidae	More		TraitBank; Polytraits
<i>Priapulus caudatus</i>	Once	(Shirley 1990)	
<i>Spio filicornis</i>	Once		TraitBank; Polytraits; Biotic
<i>Spio</i> sp.	More		TraitBank; Polytraits
<i>Testudinalia testudinalis</i>	Once	(Kessel 1964)	

Reproduction techniques trait modalities and references or online resources for each species. Asx=asexual, Spw=broadcast spawner, Br=brooder/viviparous, Ovi=oviparous

Species	Modalities	References	Online resources
Alcyonidium sp.	Br	(Woollacott and Zimmer 2013)	
<i>Arenicola marina</i>	Spw	(Pocklington 1989)	Polytraits
<i>Balanus crenatus</i>	Br	(Barnes and Barnes 1968)	
<i>Boltenia echinata</i>	Asx.Br	(Giese 2012)	
<i>Calliopius laeviusculus</i>	Ov	(Bousfield 1973)	
<i>Capitella capitata</i>	Br	(Pocklington 1989)	
Capitellidae	Br	(Pocklington 1989)	
<i>Chaetozone</i> sp.	Asx.Br	(Wilson 1991; Petersen 2001)	
<i>Cistenides granulata</i>	Spw	(Wilson 1991)	
<i>Diastylis rathkei</i>	Br	(Vassilenko 1989)	
<i>Eteone</i> sp.	Br.Sp	(Pettibone 1963; Pocklington 1989)	
<i>Eunoe</i> sp.	Br.Sp	(Pocklington 1989)	
<i>Eunice pennata</i>	Asx	(Pettibone 1963)	
<i>Gammaracanthus loricatus</i>	Br	(Hill et al. 1990)	
Gammaridae	Ov	(Steele and Steele 1975)	
<i>Gammarus oceanicus</i>	Ov	(Steele and Steele 1975)	

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Gammarus setosus</i>	Ov	(Steele and Steele 1975)	
<i>Gammarus</i> sp.	Ov	(Steele and Steele 1975)	
<i>Glycera alba</i>	Asx.Spwn	(Pocklington 1989; Wilson 1991)	
Goniadidae	Asx	(Pocklington 1989)	
<i>Haliclystus</i> sp.	Br.Ov	(Mayor 1910; Larson 1976)	
<i>Harmothoe</i> sp.	Br	(Pocklington 1989; Wilson 1991)	
<i>Celleporella hyalina</i>	Br	(Cancino and Hughes 1987; Ostrovsky 1998)	
<i>Jaera</i> sp.	Br	(Steele and Steele 1971; Solignac 1981)	
<i>Littorina saxatilis</i>	Br	(Chabot and Rossignol 2003)	
<i>Littorina</i> sp.	Ov	(Graham 1988)	
Lysianassidae	Br	(Bousfield 1973)	
<i>Margarites helicinus</i>	Br	(Graham 1988)	
<i>Margarites</i> sp.	Br	(Graham 1988)	
<i>Modiolula phaseolina</i>	Br		Biotic
<i>Monoculodes</i> sp.	Br	(Pearse 1991)	
<i>Mystides borealis</i>	Br.Ov	(Pocklington 1989)	
<i>Mytilus</i> sp.	Spwn	(Gosling 1992)	
Nématode	Br	(Chitwood 1951)	
Oligochète	Asx.Br	(Giere and Pfannkuche 1982)	
<i>Onisimus litoralis</i>	Br	(Nygard et al. 2010)	
<i>Ophelia limacina</i>	Br	(Pocklington 1989)	
<i>Ophelia</i> sp.	Br	(Pocklington 1989)	
Ophelidae	Br	(Pocklington 1989)	
Pectinaridae	Spwn	(Wilson 1991)	
<i>Bivalve</i>	Br.Spwn. Ov	(Coan 2000)	
<i>Pholoë minuta</i>	Br	(Pettibone 1992)	
<i>Pholoë</i> sp.	Br.Ov	(Pettibone 1992)	
Pholoidae	Br.Ov	(Pettibone 1992)	
<i>Phyllodoce maculata</i>	Br.Ov	(Pocklington 1989)	
Phyllodocidae	Br.Ov	(Pocklington 1989)	
<i>Priapulus caudatus</i>	Ov	(Hayward and Ryland 1990)	
<i>Spio filicornis</i>	Br	(Radashevsky 2012)	
<i>Spio goniocephala</i>	Br	(Radashevsky 2012)	
<i>Spio</i> sp.	Br	(Radashevsky 2012)	
Spionidae	Asx.Br .Ov	(Pocklington 1989; Radashevsky 2012)	
<i>Testudinalia testudinalis</i>	Spwn.Ov	(Kessel 1964)	

Larvae type trait modalities and references or online resources consulted for each species.  
 Plank=planktotroph (feeding larvae), Leci=lecitotroph (non-feeding larvae)

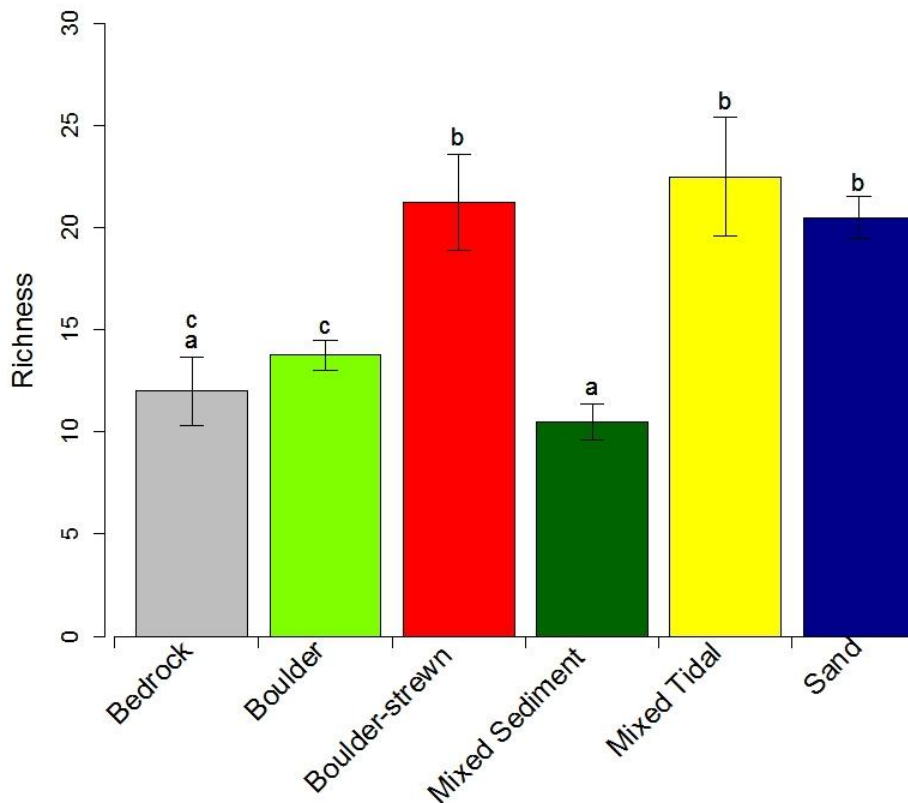
Species	Modalities	References	Online resources
<i>Alcyonidium</i> sp.	Leci	(Woollacott and Zimmer 2013)	
<i>Arenicola marina</i>	Plank	(Pocklington 1989)	
<i>Balanus crenatus</i>	Plank	(McEdwards 1995)	
<i>Boltenia echinata</i>	Leci	(Giese 2012)	
<i>Calliopius laeviusculus</i>	Plank	(Steele and Steele 1973)	
<i>Capitella capitata</i>	Plank.Levi	(Pocklington 1989)	
Capitellidae	Plank.Levi	(Pocklington 1989)	
<i>Chaetozone</i> sp.	Leci	(Wilson 1991)	
<i>Cistenides granulata</i>	Plank	(Pocklington 1989; Wilson 1991)	
<i>Crenella faba</i>	Leci	(Bernard 1979)	
<i>Diastylis rathkei</i>	Leci	(Vassilenko 1989)	
<i>Eteone</i> sp.	Plank	(Pocklington 1989; Wilson 1991)	
<i>Eunoe</i> sp.	Plank	(Pocklington 1989)	
<i>Eunice pennata</i>	Plank	(Wilson 1991)	
<i>Gammaracanthus loricatus</i>	Plank	(Steele and Steele 1975)	
Gammaridae	Plank	(Steele and Steele 1975)	
<i>Gammarus oceanicus</i>	Plank	(Steele and Steele 1975)	
<i>Gammarus setosus</i>	Plank	(Steele and Steele 1975)	
<i>Gammarus</i> sp.	Plank	(Steele and Steele 1975)	
<i>Glycera alba</i>	Plank	(Wilson 1991)	
Goniadidae	Plank.Levi	(Wilson 1991)	
<i>Haliclystus</i> sp.	Plank	(Mayor 1910)	
<i>Harmothoe</i> sp.	Plank	(Wilson 1991)	
<i>Celleporella hyalina</i>	Leci	(Woollacott and Zimmer 2013)	
<i>Jaera</i> sp.	Leci	(Steele and Steele 1971)	
<i>Littorina saxatilis</i>	Leci	(Chabot and Rossignol 2003)	
Lysianassidae	Leci	(Bousfield 1973)	
<i>Macoma balthica</i>	Plank	(Bernard 1979)	
<i>Macoma</i> sp.	Plank	(Bernard 1979)	
<i>Margarites helycinus</i>	Plank	(Graham 1988)	
<i>Margarites</i> sp.	Plank	(Graham 1988)	
<i>Modiolula phaseolina</i>	Plank	(Bernard 1979; Coan 2000)	
<i>Monoculodes</i> sp.	Plank	(Pearse 1991)	

Species	Modalities	References	Online resources
<i>Mya</i> sp.	Plank	(Bernard 1979)	
<i>Mystides borealis</i>	Plank.Levi	(Pocklington 1989)	
<i>Mytilus</i> sp.	Plank	(Gosling 1992)	
Nématode	Leci	(Tietjen and Lee 1973)	
Oligochète	Leci	(Giere and Pfannkuche 1982)	
<i>Onisimus litoralis</i>	Leci	(Nygard et al. 2010)	
<i>Ophelia limacina</i>	Leci	(Pocklington 1989)	
<i>Ophelia</i> sp.	Leci	(Pocklington 1989)	
Ophelidae	Leci	(Pocklington 1989)	
Pectinariae	Plank	(Wilson 1991; Pocklington 1989)	
<i>Bivalve</i>	Plank.Levi	(Coan 2000)	
<i>Pholoë minuta</i>	Plank.Levi	(Pettibone 1992)	
<i>Pholoë</i> sp.	Plank.Levi	(Pettibone 1992)	
Pholoidae	Plank.Levi	(Pettibone 1992)	
<i>Phyllococe maculata</i>	Plank	(Pocklington 1989)	
Phyllococidae	Plank.Levi	(Pocklington 1989)	
<i>Priapulius caudatus</i>	Plank	(Shirley 1990)	
<i>Spio filicornis</i>	Leci	(Radashevsky 2012)	
<i>Spio goniocephala</i>	Leci	(Radashevsky 2012)	
<i>Spio</i> sp.	Leci	(Radashevsky 2012)	
Spionidae	Plank.Levi	(Pocklington 1989; Radashevsky 2012)	
<i>Testudinalia testudinalis</i>	Plank	(Kessel 1964)	

Algae-related trait modalities and references or online resources consulted for each species.  
H=habitat-forming, E=exposed

Species	Modalities	References	Online ressources
<i>Fucus distichus distichus</i>	HE		Biotic
<i>Fucus distichus evanescens</i>	HE		Biotic
<i>Fucus</i> sp.	HE		Biotic

## ANNEXE III



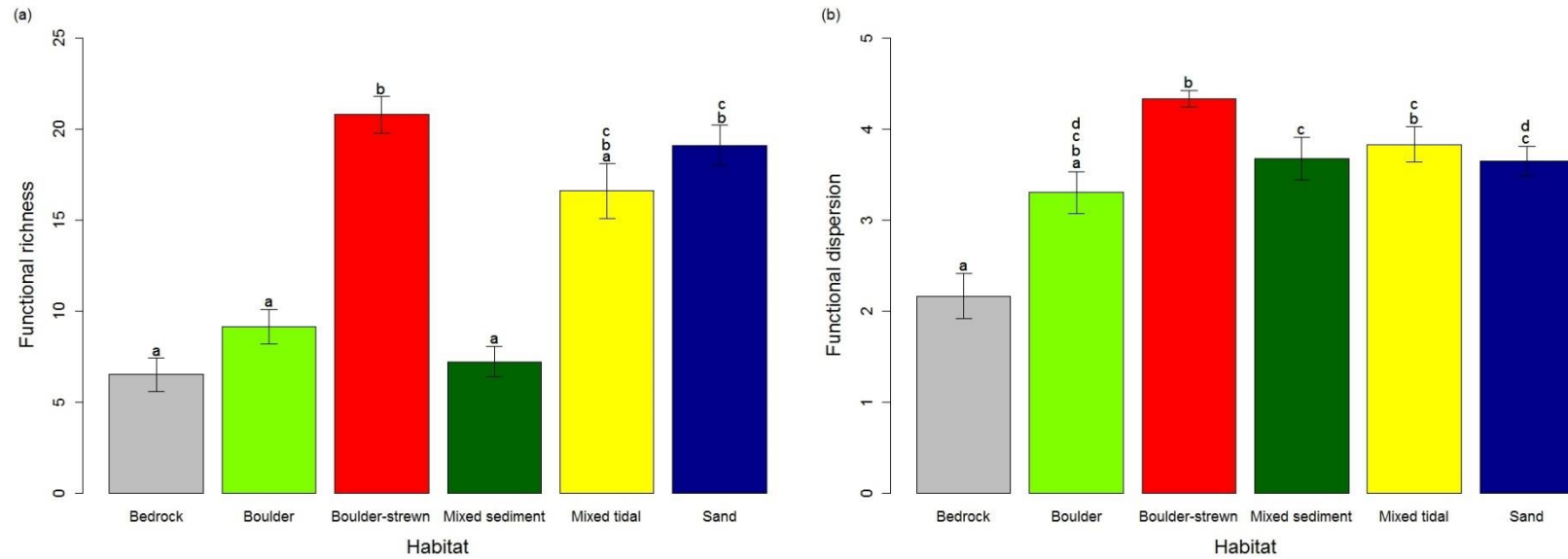
Mean ( $\pm$  SE) richness (no. of taxa quadrat<sup>-1</sup>) for the six habitat classes (n=60). Different letters (a-c) above bars indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) based on pairwise comparisons on data of both invertebrates and algae, including timed beach walk data (see Table 2)

One-way ANOVA results testing for the effect of Habitat classes (bedrock, boulder, boulder-strewn tidal flat, mixed sediment, mixed tidal flat, sand) on mean richness (S) for both invertebrates and algae, including timed beach walk data. To meet assumptions, ANOVAs were permuted (9999). Significant effects ( $p < 0.05$ ) are indicated in **bold**

Variable	Source	df	MS	F	<i>p</i>
S	Habitat	5	110.40	8.621	<b>&lt;0.001</b>
	Error	18	12.81		



## ANNEXE IV



Mean ( $\pm$  SE) species and functional diversity metrics for the six habitat classes (n=60) on density data. (a) Functional richness; (b) functional dispersion. Different letters (a-b) above bars indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) based on pairwise comparisons on density data (see Table 7)

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Airoidi, L., Balata, D. et Beck, M. W. 2008. The Gray Zone: Relationships between habitat loss and marine diversity and their applications in conservation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1–2), 8–15.
- Archambault, P. et Bourget, E. 1996. Scales of coastal heterogeneity and benthic inter-tidal species richness, diversity and abundance. *Marine Ecology Progress Series*, 136, 111–121.
- Arctic Council. 2009. Arctic marine shipping assessment 2009 Report. *Arctic*, 39–55.
- Banks, S. A. et Skilleter, G. A. 2007. The importance of incorporating fine-scale habitat data into the design of an intertidal marine reserve system. *Biological Conservation*, 138(1–2), 13–29.
- Beaman, R. J. et Harris, P. T. 2007. Geophysical variables as predictors of megabenthos assemblages from the northern Great Barrier Reef, Australia. *Geological Association of Canada*.
- Beauchard, O., Veríssimo, H., Queirós, A. M. et Herman, P. M. J. 2017. The use of multiple biological traits in marine community ecology and its potential in ecological indicator development. *Ecological Indicators*, 76, 81–96.
- Beaufort Regional Coastal Sensitivity Atlas. 2015. Gatineau : Environment Canada. 387 p.
- Belanger, C. L., Jablonski, D., Roy, K., Berke, S. K., Krug, A. Z. et Valentine, J. W. 2012. Global environmental predictors of benthic marine biogeographic structure. *PNAS*, 109(35), 14046–14051.
- Blanchard, A. L., Feder, H. M., Hoberg, M. K. et Knowlton, A. L. 2017. Abiotic/biological interactions in coastal marine communities: insights from an Alaskan fjord. *Estuaries and Coasts*, 40, 1398–1417.
- Blanchet, H., Gouillieux, B., Alizier, S., Amouroux, J.- M., Bachelet, G., Barillé, A.- L., Dauvin, J.- C., de Montaudouin, X., Derolez, V., Desroy, N., Grall, J., Grémare, A., Hacquebart, P., Jourde, J., Labrune, C., Lavesque, N., Meirland, A., Nebout, T., Olivier, F., Pelaprat, C., Ruellet, T., Sauriau, P.- G. et Thorin, S. 2014. Multiscale patterns in the diversity and organization of benthic intertidal fauna among French Atlantic estuaries. *Journal of Sea Research*, 90, 95–110.
- Borgerson, S. G. 2008. Arctic meltdown. *Foreign Affairs*, 87(2), 63–77.

- Boyer, K. E., Kertesz, J. S. et Bruno, J. F. 2009. Biodiversity effects on productivity and stability of marine macroalgal communities: The role of environmental context. *Oikos*, 118(7), 1062–1072.
- Brown, C. J. et Collier, J. S. 2008. Mapping benthic habitat in regions of gradational substrata: An automated approach utilising geophysical, geological, and biological relationships. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 78, 203–214.
- Brown, C. J., Smith, S. J., Lawton, P. et Anderson, J. T. 2011. Benthic habitat mapping: A review of progress towards improved understanding of the spatial ecology of the seafloor using acoustic techniques. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 92(3), 502–520.
- Buhl-Mortensen, L., Buhl-Mortensen, P., Dolan, M. J. F. et Gonzalez-Mirelis, G. 2015. Habitat mapping as a tool for conservation and sustainable use of marine resources: Some perspectives from the MAREANO Programme, Norway. *Journal of Sea Research*, 100, 46–61.
- Caldow, C., Monaco, M. E., Pittman, S. J., Kendall, M. S., Goedeke, T. L., Menza, C., Kinlan, B. P. et Costa, B. M. 2015. Biogeographic assessments: A framework for information synthesis in marine spatial planning. *Marine Policy*, 51, 423–432.
- Carvalho, L. R. S., Loiola, M. et Barros, F. 2017. Manipulating habitat complexity to understand its influence on benthic macrofauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 489, 48–57.
- Chan, F. T., Bronnenhuber, J. E., Bradie, J. N., Howland K., Simard, N., Bailey, S. A. (2012). Risk assessment for ship-mediated introductions of aquatic nonindigenous species to the Canadian Arctic. Department Fisheries and Oceans, Canadian Science Advisory Secretariat Res. Doc. 2011/105, vi+93 pp.
- Chapman, M. G. 2003. Paucity of mobile species on constructed seawalls: Effects of urbanization on biodiversity. *Marine Ecology Progress Series*, 264, 21–29.
- Chevenet, F., Dolédec, S. et Chessel, D. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology*, 31(3), 295–309.
- Churchwell, R. T., Kendall, S. J., Blanchard, A. L., Dunton, K. H. et Powell, A. N. 2016. Natural Disturbance Shapes Benthic Intertidal Macroinvertebrate Communities of High Latitude River Deltas. *Estuaries and Coasts*, 39, 798–814.
- Chust, G., Galparsoro, I., Borja, Á., Franco, J. et Uriarte, A. 2008. Coastal and estuarine habitat mapping, using LIDAR height and intensity and multi-spectral imagery. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78(4), 633–643.

- Clarke, K. R. et Gorley, R. N. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. Plymouth: PRIMER-E. 190 pp.
- Cogan, C. B., Todd, B. J., Lawton, P. et Noji, T. T. 2009. The role of marine habitat mapping in ecosystem-based management. *ICES Journal of Marine Science*, 66, 2033–2042.
- Coleman, M. A., Bates, A. E., Stuart-Smith, R. D., Malcolm, H. A., Harasti, D., Jordan, A., Knott, N. A., Edgar, G. J. et Kelaher, B. P. 2015. Functional traits reveal early responses in marine reserves following protection from fishing. *Diversity and Distributions*, 21(8), 876–887.
- Coutinho, R., Yaginuma, L. E., Siviero, F., dos Santos, J. C. Q. P., López, M. S., Christofolletti, R. A., Berchez, F., Ghilardi-Lopes, N. P., Ferreira, C. E. L., Gonçalves, J. E. A., Masi, B. P., Correia, M. D., Sovierzoski, H. H., Skinner, L. F., Zalmon, I. R. 2016. Studies on benthic communities of rocky shores on the Brazilian coast and climate change monitoring: status of knowledge and challenges. *Brazilian Journal of Oceanography*, 64(sp2), 27–36.
- Cruz Motta, J. J., Underwood, A. J., Chapman, M. G. et Rossi, F. 2003. Benthic assemblages in sediments associated with intertidal boulder-fields. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 286–286, 383–401.
- Cusson, M. et Bourget, E. 2005. Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 297, 1–14.
- Cusson, M., Archambault, A. et Aitken, A. 2007. Biodiversity of benthic assemblages on the Arctic continental shelf: historic data from Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 331, 291–304.
- Dale, J. E., Aitken, A. E., Gilbert, R. et Risk, M. J. 1989. Macrofauna of Canadian Arctic fjords. *Marine Geology*, 85, 331–358.
- Dalleau, M., Andréfouët, S., Wabnitz, C. C. C., Payri, C., Wantiez, L., Pichon, M., Friedman, K., Vigliola, L. et Benzoni, F. 2010. Use of habitats as surrogates of biodiversity for efficient coral reef conservation planning in Pacific Ocean Islands. *Conservation Biology*, 24(2), 541–552.
- Dayton, P. K. 2008. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, 41(4), 351–389.
- de Juan, S., Hewitt, J., Thrush, S. et Freeman, D. 2015. Standardising the assessment of Functional Integrity in benthic ecosystems. *Journal of Sea Research*, 98, 33–41.
- de Paz, L., Patrício, J., Marques, J. C., Borja, A. et Laborda, A. J. 2008. Ecological status assessment in the lower Eo estuary (Spain). The challenge of habitat heterogeneity integration: A benthic perspective. *Marine Pollution Bulletin*, 56, 1275–1283.

- Encyclopedia of Life: TraitBank. 2017. Repéré à <http://www.eol.org/traitbank>
- FitzGerald, D. M., Fenster, M. S., Argow, B. A., et Buynevich, I. V. 2008. Coastal impacts due to sea-level rise. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 36(1), 601–647.
- Fraschetti, S., Terlizzi, A. et Benedetti-Cecchi, L. 2005. Patterns of distribution of marine assemblages from rocky shores: evidence of relevant scales of variation. *Marine Ecology Progress Series*, 296, 13–29.
- Gamfeldt, L., Lefcheck, J. S., Byrnes, J. E. K., Cardinale, B. J., Duffy, J. E. et Griffin, J. N. 2015. Marine biodiversity and ecosystem functioning: what’s known and what’s next? *Oikos*, 124, 252–265.
- Gavrilchuk, K. et Lesage, V. 2013. Large-scale marine development projects (mineral, oil and gas, infrastructure) proposed for Canada’s North. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 3069: viii + 84 p.
- Gingold, R., Mundo-Ocampo, M., Holovachov, O. et Rocha-Olivares, A. 2010. The role of habitat heterogeneity in structuring the community of intertidal free-living marine nematodes. *Marine Biology*, 157(8), 1741–1753.
- Goldsmith, J., Archambault, P. et Howland, K. L. 2014. Establishing a baseline for early detection of non-indigenous species in ports of the Canadian Arctic. *Aquatic Invasions*, 9(3), 327–342.
- Granek, E. F., Polasky, S., Kappel, C. V., Reed, D. J., Stoms, D. M., Koch, E. W., Kennedy, C. J., Cramer, L. A., Hacker, S. D., Barbier, E. B., Aswani, S., Ruckelshaus, M., Perillo, G. M. E., Silliman, B. R., Muthiga, N., Bael, D. et Wolanski, E. 2010. Ecosystem services as a common language for coastal ecosystem-based management. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 24(1), 207–216.
- Hodapp, D., Kraft, D. et Hillebrand, H. 2014. Can monitoring data contribute to the biodiversity-ecosystem function debate? Evaluating data from a highly dynamic ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, 23, 405–419.
- IPCC. 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Ipcc.
- Jahn, A., Kay, J. E., Holland, M. M., et Hall, D. M. 2016. How predictable is the timing of a summer ice-free Arctic? *Geophysical Research Letters*, 43(17), 9113–9120.
- Khan, F., Yang, M., Veitch, B., Ehlers, S. et Chai, S. 2014. Transportation risk analysis framework for Arctic waters. *Volume 10: Polar and Arctic Science and Technology*.
- Knox, G. A. 2000. The ecology of seashores. New York: CRC Press LLC. 557 p.

- Krumhansl, K. A., Krkosek, W. H., Greenwood, M., Ragush, C., Schmidt, J., Grant, J., Barrell, J., Lu, L., Lam, B., Gagnon, G. A. et Jamieson, R. C. 2015. Assessment of Arctic community wastewater impacts on marine benthic invertebrates. *Environmental Science & Technology*, 49(2), 760–766.
- Krumhansl, K., Jamieson, R. et Krkosek, W. 2016. Using species traits to assess human impacts on near shore benthic ecosystems in the Canadian Arctic. *Ecological Indicators*, 60, 495–502.
- Kukliński, P. et Barnes, D. K. A. 2008. Structure of intertidal and subtidal assemblages in Arctic vs temperate boulder shores. *Polish Polar Research*, 29(3), 203–218.
- Laliberté, E. et Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305.
- Lapointe, L. et Bourget, E. 1999. Influence of substratum heterogeneity scales and complexity on a temperate epibenthic marine community. *Marine Ecology Progress Series*, 189, 159–170.
- Lasserre, F. et Huang, L. 2017. China's new global transport network, railway or waterway? A comparison of China's Arctic shipping intention and freight train within One Belt and One Road strategy. *Towards New Political Geographies: Bridging East and West*.
- Lauer, M. et Aswani, S. 2008. Integrating indigenous ecological knowledge and multi-spectral image classification for marine habitat mapping in Oceania. *Ocean and Coastal Management*, 51(6), 495–504.
- Legendre P. et Legendre L. 2012. Numerical Ecology. 3rd ed., Amsterdam; Boston: Elsevier. 1006 pp.
- Lercari, D. et Defeo, O. 2006. Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 68(1), 27–35.
- Levin, L. A., Etter, R. J., Rex, M. A., Gooday, A. J., Smith, C. R., Pineda, J., Stuart, T., Hessler, R. R. et Pawson, D. 2001. Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 51–93.
- Lockwood, J. L., Cassey, P. et Blackburn, T. M. 2009. The more you introduce the more you get: The role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions*, 15(5), 904–910.
- Macpherson, E. 2002. Large-scale species-richness gradients in the Atlantic Ocean. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1501), 1715–1720.

- Marchenko, N. A., Borch, O. J., Markov, S. V. et Andreassen, N. 2015. Maritime activity in the high north: the range. *Proceedings of the 23rd International Conference on Port and Ocean Engineering under Arctic Conditions*, (June 14-18), 12 p.
- MarLIN. 2006. *BIOTIC-Biological Traits Information Catalogue*. Marine Life Information Network. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. [Accessed 2017-10-10]. Repéré à [www.marlin.ac.uk/biotic](http://www.marlin.ac.uk/biotic)
- Martin, N. 2017, 21 juillet. Province shipping 2.2 million litres of propane to Churchill. *Winnipeg Free Press*. [En ligne]. Repéré à <https://www.winnipegfreepress.com/local/province-shipping-22-million-litres-of-propane-to-churchill-435867093.html>
- Melia, N., Haines, K. et Hawkins, E. 2016. Sea ice decline and 21st century trans-Arctic shipping routes. *Geophysical Research Letters*, 43(18), 9720–9728.
- Menge, B. A., Daley, B. A., Wheller, P. A., Dahlhoff, E., Sanford, E. et Strub, P. T. 1997. Benthic–pelagic links and rocky intertidal communities: Bottom-up effects on top-down control? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 14530–14535.
- Metzeling, L. 1993. Benthic macroinvertebrate community structure in streams of different salinities. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 44, 335–351.
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H. et Bellwood, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167–177.
- Nicholls, R. J., et Cazenave, A. 2010. Sea-level rise and its impact on coastal zones. *Science (New York, N.Y.)*, 328(5985), 1517–1520.
- Niimi, A. J. 2004. Environmental and economic factors can increase the risk of exotic species introductions to the Arctic region through increased ballast water discharge. *Environmental Management*, 33(5), 712–8.
- Noss, R. F. 1987. From plant communities to landscapes in conservation inventories: A look at the nature conservancy (USA). *Biological Conservation*, 41(1), 11–37.
- O'Connor, N. E., Donohue, I., Crowe, T. P. et Emmerson, M. C. 2011. Importance of consumers on exposed and sheltered rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 443, 65–75.
- Oug, E., Fleddum, A., Rygg, B. et Olsgard, F. 2012. Biological traits analyses in the study of pollution gradients and ecological functioning of marine soft bottom species assemblages in a fjord ecosystem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 432–433, 94–105.

- Parkinson, C. L., et DiGirolamo, N. E. 2016. New visualizations highlight new information on the contrasting Arctic and Antarctic sea-ice trends since the late 1970s. *Remote Sensing of Environment*, 183, 198–204.
- Petersen, J., Michel, J., Zengel, S., White, M., Lord, C. et Plank, C. 2002. *Environmental Sensitivity Index Guidelines, Version 3.0. NOAA Technical Memorandum NOS OR&R 11*.
- Philippi, T. E., Dixon, P. M. et Taylor, B. E. 1998. Detecting trends in species composition. *Ecological Applications*, 8(2), 300–308.
- Polis, G. A., Anderson, W. B. et Holt, R. D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 289–316.
- Polytraits Team. 2017. *Polytraits: A database on biological traits of polychaetes*. LifewatchGreece, Hellenic Centre for Marine Research. [Accessed 2017-10-10]. Repéré à <http://polytraits.lifewatchgreece.eu>
- Proshutinsky, A. Y., Pavlov, V., et Bourke, R. H. 2001. Sea level rise in the Arctic Ocean. *Geophysical Research Letters*, 28(11), 2237–2240.
- Queirós, A. M., Birchenough, S. N. R., Bremner, J., Godbold, J. A., Parker, R. E., Romero-Ramirez, A., Reiss, H., Solan, M., Somerfield, P. J., Van Colen, C., Van Hoey, G. et Widdicombe, S. 2013. A bioturbation classification of European marine infaunal invertebrates. *Ecology and Evolution*, 3(11), 3958–3985.
- Rabalais, N. N., Turner, R. E., Díaz, R. J., et Justić, D. 2009. Global change and eutrophication of coastal waters. *ICES Journal of Marine Science*, 66(7), 1528–1537.
- Ray, G. C. et McCormick-Ray, J. 2004. Coastal-marine conservation : science and policy. Malden: Blackwell Science Ltd. 327 p.
- Ricketts, P. J. et Hildebrand, L. 2011. Coastal and ocean management in Canada: progress or paralysis? *Coastal Management*, 39(1), 4–19.
- Rattray, A., Ierodiaconou, D., Laurenson, L., Burq, S. et Reston, M. 2009. Hydro-acoustic remote sensing of benthic biological communities on the shallow South East Australian continental shelf. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84(2), 237–245.
- Ritter, C., Montagna, P. A. et Applebaum, S. 2005. Short-term succession dynamics of macrobenthos in a salinity-stressed estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 323, 57–69.



- Rodrigues, C. A. L., Ribeiro, R. P., Santos, N. B. et Almeida, Z. S. 2016. Patterns of mollusc distribution in mangroves from the São Marcos Bay, coast of Maranhão State, Brazil. *Acta Amazonica*, 46(4), 391–400.
- Roff, J. et Zacharias, M. 2011. Marine conservation ecology. Washington: Earthscan. 439 p.
- Ruttenberg, B. I., et Granek, E. F. 2011. Bridging the marine-terrestrial disconnect to improve marine coastal zone science and management. *Marine Ecology Progress Series*, 434, 203–212.
- Shaw, J., Taylor, R. B., Solomon, S., Christian, H. A. et Forbes, D. L. 1998. Potential impacts of global sea-level rise on Canadian coasts. *The Canadian Geographer/Le Géographe Canadien*, 42(4), 365–379.
- Smith, L. C. et Stephenson, S. R. 2013. New Trans-Arctic shipping routes navigable by midcentury. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(13), E1191–5.
- Smith, R. S., Johnston, E. L. et Clark, G. F. 2014. The role of habitat complexity in community development is mediated by resource availability. *PLoS ONE*, 9(7), 1–14.
- Snelgrove, P. V. R. et Butman, C. A. 1994. Animal sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 32, 111–177.
- Southwood, T. R. E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *The Journal of Animal Ecology*, 46(2), 336.
- Szöcs, E., Kefford, B. J. et Schäfer, R. B. 2012. Is there an interaction of the effects of salinity and pesticides on the community structure of macroinvertebrates? *Science of the Total Environment*, 437, 121–126.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. et Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Törnroos, A., Nordström, M. C. et Bonsdorff, E. 2013. Coastal habitats as surrogates for taxonomic, functional and trophic structures of benthic faunal communities. *PLoS ONE*, 8(10), 1–14.
- Tumbiolo, M. L. et Downing, J. A. 1994. An empirical model for the prediction of secondary production in marine benthic invertebrate populations. *Marine Ecology Progress Series*, 114, 165–174.
- Trynacity, K. 2017, 29 août. UCP candidate Callaway urges Alberta buy Port of Churchill to spur oil sales. *CBC news*. [En ligne]. Repéré à <http://www.cbc.ca/news/canada/edmonton/ucp-candidate-callaway-alberta-churchill-oil-1.4267138>

- Underwood, A. J. 1994. On beyond BACI: sampling designs that might reliably detect environmental disturbances. *Ecological Applications*, 4(1), 3-15.
- Underwood, A. J. et Chapman, M. G. 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal snails. *Oecologia*, 107, 212–224.
- Villéger, S., Mason, N. W. H. et Mouillot, D. 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301.
- Ware, C., Berge, J., Jelmert, A., Olsen, S. M., Pellissier, L., Wisz, M., Kriticos, D., Semenov, G., Kwaśniewski, S et Alsos, I. G. 2016. Biological introduction risks from shipping in a warming Arctic. *Journal of Applied Ecology*, 53(2), 340–349.
- Weslawski, J. M. et Szymelfenig, M. 1999. Community composition of tidal flats on Spitbergen: consequence of disturbance? In J. S. Gray, W. A. et A. Szaniawska (Eds.), *Biogeochemical Cycling and Sediment Ecology* (pp. 185–194). Dordrecht: Springer Science + Business Media.
- Witman, J. D., Cusson, M., Archambault, P., Pershing, A.J. et Mieszkowska, N. 2008. The relation between productivity and species diversity in temperate-arctic marine ecosystems. *Ecology*, 89(11), S66-S80.
- WoRMS Editorial Board. 2017. World Register of Marine Species. Repéré à <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2017-04-04.
- Wynja, V., Demers, A.-M., Laforest, S., Lacelle, M., Pasher, J., Duffe, J., Chaudhary, B., Wang, H. et Giles, T. 2015. Mapping Coastal Information across Canada's Northern Regions Based on Low-Altitude Helicopter Videography in Support of Environmental Emergency Preparedness Efforts. *Journal of Coastal Research*, 31(2), 276–290.



